UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 00850982 0

39

DER

EINFLUSS DES KLIMAS

AUF DEN

BAU DER PFLANZENGEWEBE

ANATOMISCH-PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN IN DEN TROPEN

VON

Dr. CARL HOLTERMANN
PROFESSOR IN BERLIN

MIT EINER TEXTFIGUR, 6 VEGETATIONSBILDERN UND 16 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907.

QH
544
H6

Alle Rechte,
insbesondere das der Übersetzung sind vorbehalten.

LIBRARY
FEB 26 1963
UNIVERSITY OF TORONTO
829500

Druck der Kgl. Universitäts-Druckerei von H. Stürtz in Würzburg.

DEM MEISTER

ZUM

GOLDENEN DOKTORJUBILÄUM

VON

SEINEM DANKBAREN SCHÜLER

GEWIDMET

Vorrede.

Daß im inneren Bau der Pflanzen eine weitgehende Zweckmäßigkeit herrscht, daß Bau und Funktion bis in die kleinsten Einzelheiten in Harmonie stehen, hat unser Meister als der Erste gezeigt, als er seine Schrift „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen“ veröffentlichte. Wir können es heute kaum verstehen, wenn man uns von dem Sturm des Unwillens erzählt, den dieses Werk Schwendeners heraufbeschwor. Mit Recht betonte Haberlandt, Schwendeners ältester und erfolgreichster Schüler, gelegentlich der Feier des 70. Geburtstages unseres Meisters: „Heute wissen wir alle, wie fruchtbar „diese Entgleisung“ für die Weiterentwicklung der Pflanzenanatomie gewesen ist. Im Laufe des letzten Viertels des Jahrhunderts ist so eine „physiologische Pflanzenanatomie“ entstanden, an deren Aufbau zahlreiche Schüler und auch einstige Gegner kräftig mitarbeiten. Reich an Plänen und Aufgaben erwartet sie das kommende Jahrhundert.“

Auch das vorliegende Werk soll ein Beitrag zu Schwendeners anatomisch-physiologischer Betrachtungsweise sein. Ich versuchte die Anatomie und Physiologie der tropischen Pflanzen in ihrer Wechselbeziehung zu den klimatischen Faktoren darzustellen.

Der Arbeit liegen Untersuchungen zugrunde, die ich mit Unterstützung der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaften

auf Ceylon unternahm und worüber ich schon in den Sitzungsberichten der Akademie eine vorläufige Mitteilung veröffentlichte (im Jahre 1902).

Ceylon war mir schon durch einen zweimonatlichen Aufenthalt von meiner ersten Tropenreise her bekannt. Die verschiedenen Exkursionen, die ich damals in das Innere der Insel unternommen hatte und auf denen ich zahlreiche Beobachtungen sammeln konnte, kamen mir jetzt sehr zustatten. Als ein besonderes Glück betrachte ich es aber, daß ich in dem Direktor des botanischen Gartens zu Peradeniya, Herrn Dr. John Willis, einen Mann fand, der mich stets mit der größten Bereitwilligkeit in meiner Arbeit unterstützte und dessen vielseitige Erfahrungen mir immer von außerordentlichem Nutzen waren. Aber auch den Herren J. B. Carruthers, E. Ernest Green, W. Nock und H. Wright bin ich zu größtem Danke verpflichtet, insbesondere Mudaliyar de Alwis, dessen gründliche Kenntnis der ceylonischen Flora ihn in den Stand setzte, mir immer das am besten geeignete Material nachzuweisen, meine Sammlungen durchzusehen und zu bestimmen. Sein Sohn Alfred, der die künstlerische Begabung seines Vaters erbte, hat verschiedene der beigegebenen Zeichnungen mit Geschick vervollständigt.

Allen diesen Herren meinen herzlichsten Dank!

Bei dem Bestimmen des Materiales war mir nicht allein das vorzügliche und übersichtliche Herbar der ceylonischen Flora von größtem Nutzen, sondern auch die von der Familie de Alwis durch mehrere Generationen künstlerisch ausgeführten Zeichnungen der verschiedenen Pflanzen, die dem Herbar einverleibt sind.

Durch Herrn Dr. Willis freundliches Entgegenkommen wurde es mir gestattet, aus den entbehrlichen Duplikaten dieser Sammlung die Pflanzen mitzunehmen, die mir von Nutzen sein konnten. Außerdem brachte ich ein umfassendes Alkoholmate-

rial mit, von dem bis jetzt nur der geringere Teil zu wissenschaftlichen Untersuchungen benutzt worden ist. In verschiedenen studierenden Herren im hiesigen Institute fand ich die Gehilfen in der Ausnutzung des gesammelten Materiales; so haben Dr. Tominski, Dr. Koop, Kramer, Gramse und Hammerstein unter Schwendeners Leitung die Orchideen, die Palmen, die Farne, die Speichertracheiden, die Loranthaceen untersucht (vergl. die Literaturübersicht). Außer zu diesen Arbeiten, die die Abhängigkeit der Pflanzen von Klima und Standort behandeln, habe ich auch noch Material für die Bearbeitung verschiedener anderer Themata abgeben können, — und noch ist vieles unerforscht.

Vor meiner Abreise blieb ich einige Tage in Basel, einer Einladung Prof. Schimpers folgend, mit dem ich seit meiner Bonner Studienzeit in freundschaftlichem Verkehr stand, um mit ihm noch verschiedene Fragen, meinen Arbeitsplan betreffend, zu besprechen. Leider wurde der Gedankenaustausch durch die schwere Erkrankung des hochverdienten Mannes sehr eingeschränkt. Wir korrespondierten des öfteren, und ich teilte ihm auch verschiedentlich mit, daß ich in gewissen Fragen zu einer anderen Auffassung als er gekommen wäre: leider wurde durch seinen Tod eine persönliche Auseinandersetzung unmöglich gemacht. Möge es mir gelungen sein, die notwendigen Korrekturen an seinen Untersuchungen in den Tropen so auszuführen, wie er es auf Grund meiner Beobachtungen wohl selbst getan haben würde, wenn er noch unter uns weilte.

Die künftigen Besucher der Insel Ceylon mache ich darauf aufmerksam, daß man das Alkoholmaterial — ich meine in erster Linie den Alkohol — unter beständiger Aufsicht haben muß; denn die Eingeborenen, besonders die Buddhisten, haben eine große Schwäche für Alkohol; hier schützen weder verschlossene Räume, noch Drohungen verschiedenster Art. Was ich befürchtete, ist eingetreten: sehr viel Material ist dadurch un-

brauchbar geworden, daß die Eingeborenen den Spiritus meiner Flaschen abgegossen haben und statt dessen Wasser zusetzten. Ich war allerdings durch die Erfahrungen während meines ersten Besuches auf Ceylon auf diese Eventualität vorbereitet und verteilte alle wichtigeren Sachen auf mehrere Flaschen. In dieser Beziehung ist Java weit vorzuziehen, da die Muhamedaner alkoholische Getränke verabscheuen.

Als Mittelpunkt für meine Untersuchungen und Reisen diente der botanische Garten zu Peradeniya, in welchem Herr Dr. Willis ein Laboratorium eingerichtet hat. Nur diejenigen Untersuchungen, die nicht in Europa gemacht werden konnten, wurden auf Ceylon ausgeführt.

Da ich mich ja auch längere Zeit in Buitenzorg aufgehalten habe, so liegt es nahe, einen Vergleich zwischen den beiden Stationen zu ziehen. Für diejenigen, die selbst ihre wissenschaftlichen Instrumente mitführen, bieten beide dasselbe. Das Klima ist an beiden Orten so gesund, wie es in den Tropen überhaupt sein kann — weder auf Java, noch auf Ceylon war ich auch nur einen einzigen Tag krank. Ceylon hat aber den entschiedenen Vorteil, einen weit billigeren Aufenthalt bieten zu können.

Zum Schluß habe ich noch die Ehre, der hohen Kgl. Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin für die mir bewilligten Reisemittel, sowie für die Unterstützung zur Herausgabe des vorliegenden Werkes ergebenst zu danken.

Zugleich ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem lieben Freunde Dr. Hermann Giering meinen herzlichsten Dank auszusprechen für seine aufopfernde Hilfe nicht allein bei der Korrekturarbeit, sondern auch bei der Durchsicht des Manuskriptes.

Berlin, Botanisches Institut der Kgl. Universität,
im November 1906.

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorrede V

Die Transpiration der tropischen Gewächse 5

Ceylons geographische, topographische und meteorologische Verhältnisse S. 5—8. — Beschreibung der Transpirationsversuche S. 9. — Feuchtigkeits- und Temperaturbestimmmungen in Peradeniya S. 11, in Jaffna S. 12, auf Kaits, in Bandarawalla, Hacgala, Haputala und am Elephant-Pass S. 13. — Transpirationsversuche mit Durio zibethinus S. 14, Phönix pusilla S. 15, Vanilla Walkeriae S. 16, Phyllochlamys spinosa S. 17, Calamus Thwaitesii, Opuntia Dillenii S. 18, Sansevieria zeylanica S. 19, Canna indica S. 20, Colocasia antiquorum S. 22, Cymbidium bicolor, Alstonia scholaris S. 23, Nicotiana tabacum S. 24, Asplenium Nidus S. 25, Polypodium quercifolium S. 26, Nidularium fulgens (?) S. 28, Acanthus ilicifolius S. 29, Rhizophora Mangle S. 30, Avicennia officinalis S. 31, Lumnitzera coccinea, Ficus elastica S. 32.

Rückblick S. 33: Haberlandt und Giltays Transpirationsversuche S. 34. — Die Verteilung der Verdunstung in den feuchten Zonen S. 36. — Wiesners Experimente über die Wirkung des Regens, regenlose Tage in der Regenzeit S. 39. — Die physiognomischen Eigentümlichkeiten der Wälder der zentralen und nördlichen Teile Ceylons. Flügelförmige Brettwurzeln S. 41. — Die Transpiration der Pflanzen dieser Gegend S. 42. — Vergleichende Verdunstungsversuche mit Nicotiana tabacum S. 42. — Experimente mit Phönix pusilla und Thespesia populnea S. 43. — Die Transpirationsgröße der Pflanzen in den trockenen Gegenden, verglichen mit der der feuchten Zonen S. 43. — Verdunstungsverhältnisse in den Mangroven S. 44, in den feuchtesten Gegenden Ceylons S. 44. — Vergleiche zwischen Pflanzen in den Tropen und in Europa S. 46. — Die Transpiration ist eine entbehrliche, aber unvermeidliche Funktion S. 49.

Tropische Vegetationszonen 52

I. Das feuchte Tiefland 53

a) Die Flora der Mangroven 54

Die Aufgabe des Wassergewebes. Schutzmittel gegen zu starke Transpiration S. 56, die Vertreter der Mangroven und ihre Anatomie S. 56.

Seite

— Die Bedeutung der Schutzmittel S. 67. — Schmarotzer und Epiphyten auf den Mangrovebäumen S. 72. — Loranthus capitellatus mit Wassergewebe S. 72.

b) Die Flora der Solfataren auf Java 73

c) Die Flora des Strandes 79

Die Anatomie der Haupttypen des feuchten Strandes S. 80, der Tonerde S. 84, der Dünen S. 89.

Rückblick auf die 3 Abschnitte a, b und c S. 93.

d) Die Wälder des feuchten Tieflandes 97

Die Hauptrepräsentanten der Flora S. 97, ihre Anatomie 98, die Verteilung der Vegetationsformen S. 99. — Fehlen des Wassergewebes S. 100.

II. Das trockene Tiefland 102

Die Haupttypen der Vegetation S. 103, ihre Anatomie S. 105, ihre Verteilung S. 106.

III. Das Hochland 112

Die Hauptvertreter S. 113, ihre Anatomie S. 114. — Die Physiognomie der Wälder, die Krummholzvegetation S. 123. — Die schirmförmige Ausbreitung der Laubkronen S. 124. — Vorkommen echter alpiner Gewächse auf dem Meeresstrande S. 124.

Patanas 125

IV. Epiphyten und Lianen 131

Schlingpflanzen S. 131. — Die Anatomie der Epiphyten S. 134. — Die Gattung Ficus S. 136. — Epiphytische Ficusarten, die später terrestrisch leben S. 137. — Epiphytische Orchideen S. 138. — Transpirationsversuche mit Epiphyten. Xerophytisch gebaute Epiphyten S. 139. — Zufällige Epiphyten in den Blattwinkeln von Borassus flabellifer S. 140.

V. Parasiten 140

Loranthaceen S. 140.

Rückblick: Das Wassergewebe, seine Verbreitung und Anatomie S. 142. — Experimente mit Pflanzen, die Wassergewebe besitzen S. 143. — Welche Merkmale sind xerophytisch? S. 145. — Europäische Gewächse mit Wassergewebe S. 146. — Verbreitung des Wassergewebes in den Tropen S. 146. — Bei einjährigen Pflanzen kommt das Wassergewebe selten vor S. 149. — Das Wassergewebe kann bei derselben Art vorhanden sein und fehlen S. 149. — Das Wassergewebe fungiert in erster Linie als Tau- und Regenwasserreservoir S. 152.

Der Laubfall in den Tropen 154

Wiesners Arbeiten S. 158. — Das Laubfall wird von äußeren Faktoren angeregt S. 159. — Die Anatomie der Blätter schließt aus, daß diese längere Trockenperioden aushalten können S. 160. — Einige Bäume wechseln sehr oft das Laub S. 161. — Einfluß des Substrates und des Klimas auf den Laubfall bei derselben Art S. 164. — Verhalten europäischer Bäume in den Tropen S. 165. — Die meisten Autoren haben nur Untersuchungen in botanischen Gärten an nicht einheimischen Bäumen angestellt S. 169. — Wrights Abhandlung S. 170. — Angaben über verschiedene der allgemeinsten laubwerfenden Bäume Ceylons S. 176.

Beispiele von Knospenschutz bei tropischen Bäumen S. 182.

Einfluß des Klimas auf die Ausbildung der Zuwachszonen (Jahrringe) . . 187

Die Verdunstungsabstufungen und die Jahrringbildung stehen im engsten

Seite

Zusammenhange S. 189. — Schnellwachsende laubwerfende Bäume haben durchgehends die deutlichsten Zuwachszonen S. 192. — „Immergrüne" Bäume, die teilweise ihre Blätter verlieren S. 192. — Verhalten immergrüner und blattloser Bäume S. 193. — Bäume, die immer in einem nassen Boden wurzeln S. 194. — Bäume ohne Zuwachszonen S. 195. — Bäume mit Parenchymbändern, aber ohne Jahrringbildung S. 196. — Die Wirkung der Beschädigung des Laubes S. 198. — Bäume, die mehrmals im Jahre Zuwachszonen bilden S. 198. — Bäume, die nur in größeren Zwischenräumen Holzringe erzeugen S. 199. — Bäume, die je nach den Standorten Zuwachszonen zeigen oder nicht S. 199. Im Laufe der Zeit ist die Bildung der Zuwachszonen ein erblich fixiertes Merkmal geworden S. 201. — Verhalten europäischer Bäume in den Tropen S. 202. — Die Schlingpflanzen zeigen keine Zuwachszonen S. 203. — Das axiale Holz S. 204. — Lianen mit Zuwachszonen. Zusammenhang zwischen Jahrring- und Kernholzbildung nach Hartig S. 205.

Direkte Anpassung 208

Versuche in Peradeniya mit Mangrovepflanzen S. 208. — Versuche mit Cyanotis zeylanica S. 214. — Die Pflanzen bringen nach Bedürfnis ein Wassergewebe hervor S. 215. — Übereinstimmende Anpassung auf Berggipfeln und in Trockengebieten S. 217. — Krummholzformen S. 217. — Einfluß des Klimas auf die Ausbildung von Dornen S. 220, von Blattformen S. 221. — Die Träufelspitze und ihre Verbreitung S. 221. — Versuche mit der Träufelspitze S. 227. — Ausgebuchtete Blätter kommen hauptsächlich in den trockenen und in den Hochgebirgsgegenden vor S. 228. — Zwergformen S. 229. — Der Nanismus scheint nicht von konstanter Natur zu sein S. 233. — De Vries' Bemerkung über die direkte Anpassung S. 234. — Schwendeners Arbeit über die Spaltöffnungen S. 236. — Das Wassergewebe kann durch direkte Anpassung vergrößert werden. Versuche von Schwendener mit der Endodermis bei Stammorganen S. 239. — Darwins Auffassung S. 240. — Klebs' willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen S. 240. — Der Gegensatz unserer Auffassungen S. 241.

Literaturverzeichnis 242

Figurenerklärung 245

Die Transpiration der tropischen Gewächse.

Wie ich schon in der Vorrede hervorgehoben habe, beziehen sich die vorliegenden Untersuchungen auf den Zusammenhang zwischen Bodenbeschaffenheit und äußeren Lebensbedingungen auf der einen Seite und Bau und Funktion der Pflanzengewebe auf der anderen. Im besonderen kommt es mir darauf an, zu zeigen, welche Bedeutung der Transpiration in bezug auf die Ausbildung der pflanzlichen Gewebe zufällt.

Es ist deshalb notwendig, bevor ich die Resultate meiner Studien darstelle, einige Bemerkungen über die Formation und die meteorologischen Verhältnisse der Insel vorauszuschicken. Ich habe gerade Ceylon als Aufenthaltsort gewählt, weil in dem einen Gebiete dieser Insel die tropische Vegetation ihre mächtigste Üppigkeit entfaltet, während andere Provinzen derselben unter einer monatelangen Trockenheit leiden. Hieraus erhellt, daß wir dort besonders den engen Zusammenhang zwischen dem Vegetationscharakter und dem Klima an augenfälligen Beispielen nachweisen können.

Die Insel Ceylon liegt zwischen dem sechsten und zehnten Grade nördlicher Breite. Das Zentrum des südlichen Teiles bildet ein ausgedehntes Gebirgsland, das nach Süden schroff abfällt, gegen Norden aber in gleichmäßigem Gefälle in die

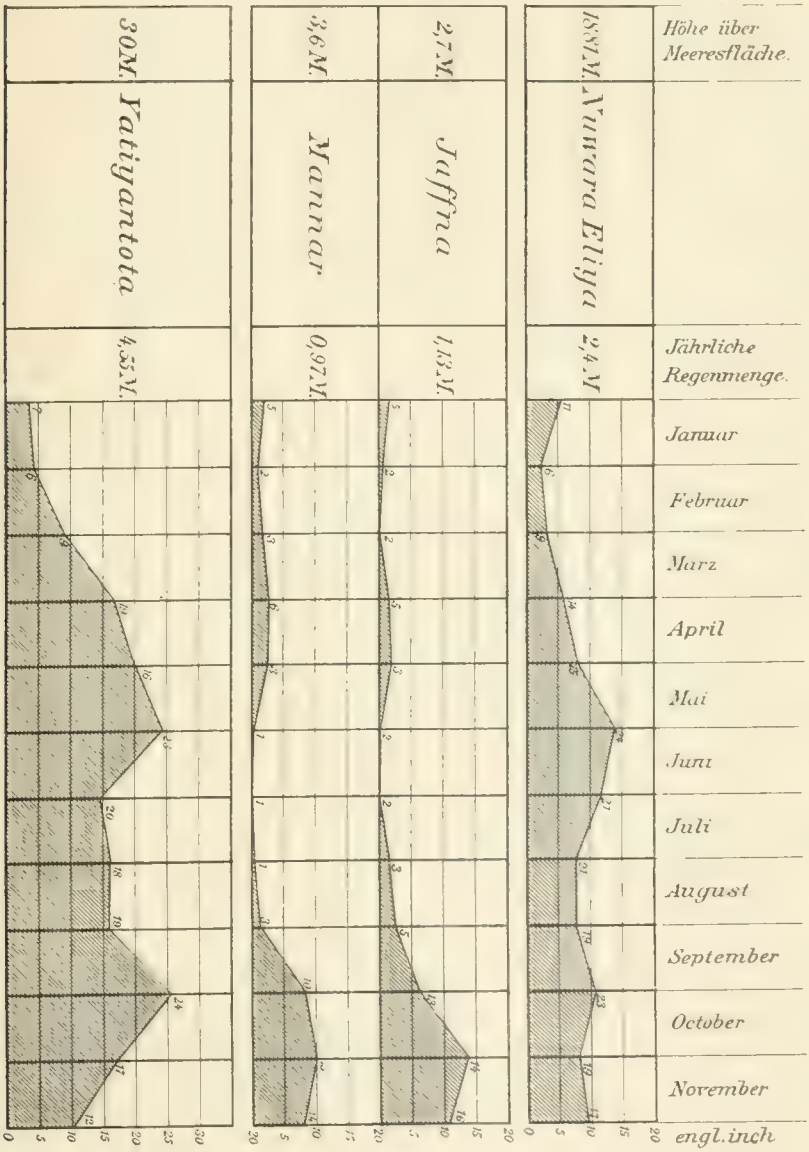
Ebene übergeht. Diese Gebirgsmassen üben auf das Klima der Insel einen großen Einfluß aus; denn, obgleich der südwestliche Monsun, der ungefähr 17 Wochen andauert, besonders in den Monaten Mai, Juni und Juli viel Regen bringt, beschränkt die Konfiguration der Gebirge diese Regenmassen ausschließlich auf die südwestlichen Provinzen. Wenn die südwestlichen Monsunwinde die 7000—8000 Fuß hohen Berggipfel passieren, verlieren sie ihre Feuchtigkeit und sind auf der anderen Seite in trockene warme Winde verwandelt; sie streichen nun über die nördlichen und südöstlichen Teile des Landes hinweg und verleihen diesen Gegenden einen wüstenartigen Charakter. (Ähnliche Verhältnisse herrschen auch in Süd-Indien, in der unmittelbaren Nähe von Ceylon: auf der äußersten Spitze der großen Halbinsel befindet sich eine Landschaft in der Nähe von Madura, welche die Pflanzenformationen der Wüste wiederholt, weil auf den rings sie umschließenden Bergketten alle Feuchtigkeit verloren geht.)

Im Oktober, November und Dezember herrscht der nordöstliche Monsun, der eine Regenperiode auf der ganzen Insel bedingt, so daß in den südwestlichen Teilen also zwei Regenperioden im Jahre vorkommen. In den nördlichen Provinzen steht während dieser Zeit die Erde für einige Wochen vollständig unter Wasser; aber trotzdem hat gerade dieser Teil der Insel im ganzen ein sehr trockenes Klima, und wenn die populären Reisebeschreibungen von den märchenhaften Schönheiten der Vegetation auf Ceylon erzählen, so beziehen sich diese poetischen Schilderungen nur auf den kleineren südwestlichen Teil.

Genauere Daten[1] über die angedeuteten geographischen und klimatischen Verhältnisse sind in der gegenüberstehenden graphischen Darstellung enthalten. Die Zahlen an den Kurven-

[1]) Vergl. F. H. Grinlintons offiziellen Administrationsraport. Zusammengestellt 1899. Colombo.

linien geben die Mengen der Regentage der einzelnen Monate an[1]). Von den angegebenen Orten liegen Nuwara-Eliya und



Yatiyantota im Inneren des Landes, und zwar in den regenreichen zentralen Provinzen des Südens, Jaffna und Mannar

[1]) 1 engl. Fuß = 0,3048 m, 1 inch = 25,39 mm.

an der Küste im Norden, wo das Klima durchaus wüstenartig ist.

Die Temperatur ist in dem Tieflande überall so ziemlich dieselbe: die wärmste Zeit fällt sowohl in den feuchten wie in den trockenen Gegenden in den April, die kühlsten Monate sind Dezember und Januar. Das Hochland (ungefähr 6000 Fuß über dem Meeresspiegel) hat eine angenehme kühle Temperatur; im Januar ist dort das Gras morgens sogar mit Reif bedeckt, und die Teiche sind bisweilen leicht zugefroren. Einige Temperaturangaben (in C°) werden das Gesagte klarer machen.

	Jaffna		Nuwara-Eliya	
	9½ a. m.	3 p. m.	9½ a. m.	3 p. m.
Januar	27,1	27,3	17,4	16,8
Februar	28,6	30,2	18,6	18,7
März	30,6	32,7	18,6	18,2
April	30,4	30,8	19,3	18,7
Mai	30,2	31,0	18,2	19,6
Juni	29,0	29,6	15,8	15,1
Juli	29,0	30,2	16,6	16,6
August	28,7	29,7	16,8	17,0
September	28,8	29,8	17,3	17,3
Oktober	28,2	28,7	18,0	17,0
November	27,3	28,0	17,8	17,6
Dezember	26,7	26,3	17,7	17,6
Die mittlere Zahl	28,8 C°	29,8 C°	17,7 C°	18,0 C°

Meine erste Aufgabe war, die täglichen Schwankungen der Transpirationswerte zu ermitteln, um hieraus einen Aufschluß über die Bedeutung und Verbreitung des Wassergewebes zu erhalten und außerdem auch einige Anhaltspunkte für die Erklärung der Anatomie tropischer Blätter überhaupt zu gewinnen. Daß die Transpirationsverhältnisse in Europa und in den Tropen durchaus verschiedene sind, ist selbstverständlich; ob wir nun bei den „Tropen“ an feucht-warme, feucht-kühle oder trockene Gegenden denken: immer finden wir dort andere Transpirations-

bedingungen. Im grunde ist dies aber das einzige, was sicher feststeht; denn die lebhafte Polemik zwischen Haberlandt und Giltay hat in hohem Grade dazu beigetragen, Zweifel an der Richtigkeit der früher ermittelten Transpirationswerte in den Tropen zu erregen. Obgleich ich weder der einen noch der anderen theoretischen Erörterung, auf die ich noch zurückkomme, ohne weiteres beipflichten kann, muß ich doch hervorheben, daß mir die faktischen Angaben beider Forscher bei meinen Arbeiten von wesentlichem Nutzen gewesen sind. Während meines ersten Aufenthaltes in den Tropen hatte ich in Buitenzorg Gelegenheit, Giltays Untersuchungen täglich zu beobachten, und mich dabei von der Genauigkeit zu überzeugen, mit der seine Studien ausgeführt wurden. Ich habe mich deshalb vollständig nach den von ihm angewandten Methoden gerichtet, wie er sie auch in seinen „Vergleichenden Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima“[1]) beschreibt.

Ich verwendete also nur Topfpflanzen; die Töpfe wurden in Zinkgefäße gestellt und mit Korken befestigt. Der Rand dieser Gefäße war flach und mit einem Deckel versehen, der aus zwei Teilen bestand, die mit den Rändern ineinander geschoben werden konnten. In der Mitte war eine Öffnung für den Stengel, die ich, soweit sie nicht von diesem ausgefüllt wurde, mit einem durchbohrten Kork und mit Stahlschem Fett verschloß. Hiermit wurden auch die Zwischenräume zwischen dem Deckel und dem Topfrand hermetisch verschlossen. In dem Deckel waren außerdem noch zwei Öffnungen, die mit Kork verschlossen waren. Die eine diente zum Eingießen von Wasser, falls die Erde austrocknen sollte, und durch die andere ging das Thermometer zur Messung der Wärme im Topfe. Vergiftungserscheinungen durch das Zink kamen nie vor. Der

[1]) Jahrb. f. wissensch. Botanik. XXX, 1897, p. 615.

in einem gewissen Zeitraum stattfindende Wasserverlust wurde berechnet pro Stunde und qcm Blattoberfläche.

Zur Ermittelung der Größe der Oberfläche kam die bekannte Methode zur Anwendung, wonach der Umriß des Blattes auf einen Bogen Papier aufgezeichnet und die Fläche des ausgeschnittenen Blattes durch Wägung des Papiers ermittelt wird. Die Stengeloberfläche blieb, wenn nicht anders hervorgehoben, unberücksichtigt, da sie nur in wenigen Fällen von Einfluß auf die Resultate sein konnte. Die Temperatur in der Erde des Topfes war immer dieselbe wie bei Freilandspflanzen, was ich durch vergleichende Messungen konstatierte. Die Töpfe wurden durch Tücher, Blätter usw. gegen die Einwirkung der Insolation geschützt. In bezug auf den Einfluß der Bodentemperatur weist schon Giltay darauf hin, daß derselbe innerhalb weiter Grenzen nicht groß ist. Die Pflanzen standen frei wie auf natürlichem Standort, bald an Stellen, wohin gar kein Schatten fallen konnte, bald in dichtem Gebüsch. In der Nacht ließ ich in der Regel die Pflanzen ganz im Freien, so daß der Einfluß des Taues beobachtet werden konnte, wollte ich doch unter anderem auch gerade wissen, in welchem Verhältnis die Transpiration in der Nacht zu der des Tages stehe.

Ehe ich nun zu einer eingehenden Besprechung meiner Resultate übergehe, lasse ich eine typische Auswahl meiner Temperatur- und Feuchtigkeitsmessungen folgen. Ich benutzte immer das bekannte Psychrometer von Assmann (konstruiert von R. Fuess). Die relativen Feuchtigkeitsprozente wurden den Tafeln von Jelinek entnommen.

Die Transpirationsversuche wurden in Peradeniya ausgeführt, wenn anderes nicht angegeben ist.

Peradeniya liegt ungefähr 1600 engl. Fuß über Meereshöhe und 55 engl. Meilen von der Küste entfernt.

Datum	Stunde	Feuchtes Thermometer in C°	Trockenes Thermometer in C°	Relative Feuchtigkeit
11. Januar	10 a. m.	20,2	25,4	61
12. „	9,5 a. m.	20,4	23,6	75
12. „	4,30 p. m.	20,2	25,2	63
13. „	9,5 a. m.	19,1	24,1	61
14. „	9 a. m.	19,2	23,3	67
14. „	11 a. m.	20,1	25,6	59
14. „	5 p. m.	19,9	25,6	58
16. „	5 p. m.	21,7	26,4	66
17. „	11,15 a. m.	21,2	26,2	63
17. „	5,35 p. m.	20,6	22,6	84
18. „	4,30 p. m.	22,6	26,8	69
19. „	9,10 a. m.	20,6	25,6	63
19. „	3,30 p. m.	23	30	54
20. „	5 p. m.	23,6	24,4	94
21. „	11 a. m.	18,9	25,8	50
22. „	7,20 p. m.	20	24	68
23. „	7,15 a. m.	19,1	23,5	65
23. „	3,20 p. m.	21,3	26,6	62
23. „	9,5 p. m.	20,5	23,2	79
24. „	8,5 a. m.	19,8	21,9	82
24. „	4 p. m.	20	26,9	51
24. „	9 p. m.	19,4	23,4	68
25. „	8 a. m.	18,4	20,4	83
25. „	11,30 a. m.	20,1	26,9	52
26. „	7,30 a. m.	18	22,4	64
27. „	8,15 a. m.	18,2	24,2	54
28. „	7 a. m.	15,2	16,0	92
28. „	11,30 a. m.	21,2	25,2	70
29. „	8 a. m.	21	23,2	82
29. „	7,30 p. m.	20,6	24,2	72
31. „	8,30 a. m.	19,4	24,1	61
1. Februar	9 a. m.	19,8	25,4	58
1. „	1,30 p. m.	20	28,8	42
3. „	11 a. m.	21,6	27,2	60
3. „	3,30 p. m.	23,8	25	91
5. „	8,0 a. m.	20,2	23,3	75
6. „	6,40 a. m.	16,2	17,5	88
6. „	2 p. m.	20	29,9	37
6. „	8 p. m.	20,5	23,2	79
15. „	10,45 a. m.	21,4	27,6	56
16. „	7,30 a. m.	21,4	22,4	92
16. „	3 p. m.	23,8	30,8	53
17. „	8,40 a. m.	20,3	21,6	89

Datum	Stunde	Feuchtes Thermometer in C°	Trockenes Thermometer in C°	Relative Feuchtigkeit
18. Februar	6,20 p. m.	21,6	24,8	75
19. „	11 a. m.	21,4	26,6	62
19. „	5 p. m.	20,7	25	67
20. „	8 a. m.	19,8	24,1	67
20. „	6,15 p. m.	21	21,8	94
21. „	11 a. m.	20,9	28	51
22. „	11 a. m.	22,1	28,1	58
22. „	6 p. m.	21,2	24,6	74
23. „	7,45 a. m.	19,4	23,3	68
23. „	11 a. m.	20,6	26,6	57
23. „	3 p. m.	21	28	52
23. „	5,30 p. m.	20,6	26,6	57
24. „	8,40 a. m.	19,7	24	66
24. „	3 p. m.	21	28	52
24. „	4,20 p. m.	20,7	26	61
25. „	4,30 p. m.	21,7	24,8	76
26. „	9 a. m.	20,6	24,2	72
27. „	10,40 a. m.	20,8	26,8	57
27. „	6 p. m.	20,6	25	66
28. „	11 a. m.	21,2	27,7	55
3. März	9,30 a. m.	21,2	23	85
9. Dezember	8,45 a. m.	20,2	22	84
9. „	5,20 p. m.	21,2	24,4	74
10. „	8,45 a. m.	20,6	21,6	91
10. „	2,15 p. m.	23,2	27,0	71
10. „	5,50 p. m.	21,4	24,6	74

Jaffna liegt an der nördlichen Küste der Insel.

17. März	12	24,8	29,8	65
17. „	6,30 p. m.	24,8	27,8	77
17. „	8,45 p. m.	24,8	26,8	84
18. „	7,45 a. m.	24	27,2	75
18. „	10 p. m.	24	26	84
20. „	7,30 p. m.	23,4	27,4	70
21. „	6,50 a. m.	23,2	25	85
21. „	2 p. m.	24,5	32	52
22. „	6,30 a. m.	22,2	23,2	92
22. „	11 p. m.	23,9	29,8	59
22. „	2 p. m.	24,1	32	50

Kaits, eine kleine Insel an der Nordküste.

Datum	Stunde	Feuchtes Thermometer in C°	Trockenes Thermometer in C°	Relative Feuchtigkeit
19. März	10,45 a. m.	25	30,4	63
19. „	4,15 p. m.	24,5	29,8	63
19. „	7 p. m.	24	27,8	71
19. „	9 p. m.	23,9	27,4	73
20. „	7,15 a. m.	23,4	27,2	71
20. „	12,15 p. m.	23,6	30,2	55
20. „	2,30 p. m.	25	33,2	49
20. „	2,30 p. m.	24,4	31,5	53

Bandarawalla (in der unmittelbaren Nähe von Haputala).

8. Februar	7,45 a. m.	16,5	18,5	80
8. „	7,30 p. m.	13	15	78

Hacgala, 5581 engl. Fuss hoch gelegen (im mittleren südlichen Teil der Insel).

20. April	6,40 a. m.	15,1	15,3	98
20. „	10,45 a. m.	18	21,1	73
20. „	6 p. m.	17	17,4	96
21. „	8 a. m.	17,5	18,6	89
21. „	12		20,5	Nebel
21. „	6,15 a. m.	15	15,5	93

Haputala, 4800 engl. Fuss hoch gelegen (im südlichen Teil der Insel).

10. Februar	7 a. m.	10,8	15,4	53
11. „	6,30 a. m.		16	Nebel

Elephant-Pass, liegt nur wenige Fuss über Meereshöhe, befindet sich in der Nordspitze von Ceylon.

23. März	2 p. m.	24,7	30	63
23. „	7 p. m.	24	27,6	73
24. „	6,35 a. m.	23	24,4	88
24. „	3 p. m.	24,2	30,4	58
24. „	6,30 p. m.	23,4	27,7	68
25. „	3.15 p. m.	22,4	24	86

Durio zibethinus.

Die Pflanze, die ungefähr 1,5 m hoch war, besaß etwa 50 Blätter. Die Außenwand der oberen Epidermis war dünnwandig, die Palisaden beinahe lückenlos und nicht groß; das Schwammparenchym, das sich wenig von den Palisaden unterscheidet, ist gleichfalls nur mit wenigen Zwischenräumen versehen. Die Spaltöffnungen, die nur an der unteren Seite des Blattes vorkommen, sind nicht eingesenkt, und von den großen Schild- und Sternhaaren, die überall die Unterseite bedecken, vollständig überwölbt. Außer diesem Schutzmittel gegen eine zu starke Transpiration kommen auch große Schleimzellen in Betracht, die in der Epidermis der Oberseite ausgebildet sind. Die Zellen der letztgenannten Epidermis sind auffallend groß und nehmen ungefähr $^1/_3$ des Blattquerschnittes ein. Die Radialwände sind sehr dünn und ziehen sich bei Wassermangel in kleine Falten zusammen, wodurch das Volumen der Zellen verkleinert wird. Bei den jüngeren Blättern sind die Epidermiszellen ganz erheblich kleiner. Dieser Unterschied in der Größe bedingt auch einen Unterschied in der Transpirationsfähigkeit, da die großen Epidermiszellen als Schutzmittel fungieren.

Gleich am ersten Tage, als ich meine Versuche mit diesem Gewächs begann, fand ich, daß in der Mittagsstunde die jungen Blätter erschlafften, während die alten unverändert blieben. Wie ich an anderen Exemplaren feststellen konnte, erschien bei den jungen Blättern das ganz dünnwandige Blattgewebe zusammengeschrumpft, während bei den alten nur die Radialwände der Epidermiszellen an der Oberseite zusammengefaltet waren.

Durio zibethinus erreicht oft eine ganz bedeutende Höhe. Exemplare, die 80—100 Fuß messen, sind keine Seltenheit. Der Baum scheint die feuchtwarmen Gegenden zu lieben, wo keine größeren Trockenperioden vorkommen. In der Umgebung von Buitenzorg, wie überhaupt in Westjava, ist er sehr häufig

angepflanzt; er kommt dort von Batavia bis über 3000 Fuß über dem Meeresspiegel vor. Auf Ceylon ist es vorläufig nur wenig verbreitet. Doch ist hauptsächlich durch Herrn Dr. Willis Interesse für den Gartenbau eine baldige Änderung in dieser Beziehung wahrscheinlich.

Nach den anatomischen Merkmalen zu urteilen, würde Durio zibethinus nur wenig transpirieren; dies bestätigten meine Versuche vollständig.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
4. Januar	6 p. m.				
		0,01			
5. „	9,15 a. m.		82	24,0	9,15 a. m.
		0,79			
5. „	5,0 p. m.		91	23,6	5,00 p. m.
6. „	9 a. m.				
		0,00			
6. „	11 a. m.		61	26,6	11 a. m.
		0,29			
6. „	3,15 p. m.				

Am 9. Januar wurden die Pflanzen Abends auf eine Veranda gesetzt, und so fiel die Wirkung der Taubildung weg. Es ergaben sich folgende Resultate:

10. Januar	4,35 p. m.				
		0,08			
11. „	9,59 a. m.		84	22,4	4,45 p. m.
		0,15			
12. „	8,40 p. m.		75	23,6	9,50 a. m.
		0,22			
12. „	4,10 a. m.		78	24,1	8,40 p. m.
			63	25,0	4,10 a. m.

Die Versuche wurden in Peradeniya angestellt.

Phönix pusilla Gärtn.

Diese kleine Palme kommt besonders in den trockenen und wüstenartigen Gegenden des nördlichen Ceylon vor; sie bildet dort oft ein ganz undurchdringliches Gebüsch. Die Blätter sind dem Standort gemäß durchaus xerophytisch gebaut. Die Außenwand der Epidermis ist stark kutikularisiert; die Spaltöffnungen,

die übrigens auf beiden Seiten vorkommen, sind etwas eingesenkt; auf beiden Seiten liegen große subepidermale Rippen von Bast; ferner ist das Blatt bilateral gebaut, ein Unterschied zwischen Palisaden und Parenchym ist im grunde nicht vorhanden; die Zellen sind ziemlich lückenlos miteinander verbunden. Die Gefäßbündel sind mit großen mechanischen Belegen versehen.

Zur Verfügung standen mir durch Herrn Dr. Willis in Peradeniya einige ungefähr $^2/_3$ m hohe Exemplare.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
9. Januar	11 a. m.	0,47	83	24	11 a. m.
9. „	3,15 p. m.	0,27	83	23,6	3,15 p. m.
10. „	8,20 a. m.	0,10	91	21,0	8,20 a. m.
10. „	10,35 a. m.	0,23	72	25,8	10,35 a. m.
10. „	3,10 p. m.	0,22	84	22,4	3,10 p. m.
11. „	9,40 p. m.	0,35	61	25,4	10 a. m.
12. „	8,40 a. m.	0,35	75	23,6	9,5 a. m.
12. „	4,20 p. m.	0,22	63	25,2	4,30 p. m.
13. „	10,15 a. m.		61	24,1	9,5 a. m.

Um diese Resultate zu prüfen, fing ich in den letzten Tagen des Monats neue Versuche mit anderen Exemplaren an. Diese Versuche bestätigten die obigen Ergebnisse.

1. Februar	11 a. m.	0,16	58	25,4	9 a. m.
1. „	3,10 p. m.	0,10	42	28,8	1,30 p. m.
4. „	9,00 a. m.	0,37			
5. „	8,45 a. m.	0,20	75	23,3	8 a. m.
5. „	5,0 p. m.				

Vanilla Walkeriae.

Von dieser schlingenden Orchidee verwendete ich sehr schöne Exemplare; sie wächst in den trockenen Gegenden von Ceylon und Süd-Indien und gehört zu den wenigen dort häufig vor-

kommenden Orchideen. Dem trockenen Klima gemäß ist die Pflanze xerophytisch gebaut. Blätter kommen entweder gar nicht zur Ausbildung oder nur ganz rudimentär als schuppenartige Bildungen an der Spitze des langen, vierkantigen Stengels, der die Assimilation besorgt; er ist oft daumendick. Die Spaltöffnungen sind zwar nicht eingesenkt; aber durch einen reichlichen Schleiminhalt des Stengels und durch die stark entwickelte Kutikula der Epidermiswand wird die Transpiration bedeutend herabgesetzt.

Ich experimentierte mehrmals mit einem meterlangen Exemplar.

Vom 26. Februar 9,40 a. m. bis 28. Februar 10,45 a. m. transpirierte die Pflanze 0,7 g und vom 28. Februar 10,45 a. m. bis 3. März 9,30 a. m. 0,5 g pro 100 qcm.

Die Pflanze verdunstete also in 5 Tagen zusammen kaum $1^1/_2$ g pro 100 qcm. Während der ganzen Zeit war das Wetter sehr schön, wie dies in der Trockenzeit gewöhnlich der Fall ist.

Phyllochlamys spinosa.

Ein kleiner Baum, der in den trockenen Gegenden Ceylons und Süd-Indiens (Koromandelküste) vorkommt; die etwas lederartigen Blätter haben eine kleinzellige Epidermis mit dünner Außenwand; unter der Oberfläche liegt ein großes Wassergewebe. Die Blätter sind nicht xerophytisch und die Spaltöffnungen nicht eingesenkt; allerdings haben die Gefäßbündel ziemlich kräftige Bastbeläge.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
27. Februar	10,15 a. m.	0,18	57	26,8	10,40 a. m.
27. „	6 p. m.	0,06	66	25,0	6 p. m.
28. „	10,45 a. m.	0,31	55	27,7	11 a. m.
28. „	4 p. m.				

Calamus Thwaitesii.

Wie die meisten Kalamusarten, so kommt auch diese nur in den feuchten Gegenden vor; die Blätter sind dünn und biegsam; die Außenwand der Epidermis ist kaum kutikularisiert, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt. Unter der Epidermis der Oberseite befindet sich hier und dort eine Reihe von Zellen, die als Wassergewebe erscheinen. In Ceylon kommen die übrigen 9 Kalamusarten mit Ausnahme von einer (C. Rotang) gleichfalls in den feuchten Regionen vor; diese haben wahrscheinlich alle dieselbe Bauart wie C. Thwaitesii.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwei sehr je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
1. Februar	11 a. m.	0,88	58	25,4	9 a. m.
1. „	3,10 p. m.	0,11	42	28,8	1,30 p. m.
1. „	5 p. m.	0,00			
2. „	7 a. m.				
4. „	11 a. m.	0,76	75	23,3	8 a. m.
4. „	3,30 p. m.	0,00	Regen	23	3,30 p. m.
4. „	6 p. m.				

Opuntia Dillenii

gehört zu den gewöhnlichsten Strandpflanzen Ceylons, auch in den inneren Teilen der Insel kommt sie vor; besonders liebt sie die sandigen trockenen Gegenden, wo oft monatelang der Regen ausbleiben kann. Sie bildet an vielen Orten ein undurchdringliches Gebüsch und nimmt oft große Strecken ein, wie dies aus einer später folgenden Photographie auch deutlich hervorgeht. Die Pflanze ist ursprünglich von Süd-Amerika eingeführt; auf Ceylon ist sie jedoch über 100 Jahre zu Hause. Die Cacteen transpirieren bekanntlich sehr wenig (vergl. Nolls Beobachtung). Die Kutikula ist nicht besonders verdickt; die

Spaltöffnungen sind etwas eingesenkt und die Oberfläche von einer Wachsschicht bedeckt. Das wichtigste Schutzmittel der Opuntia Dillenii gegen zu starke Transpiration liegt jedoch in ihrem Reichtum an Schleim. Die Wurzeln sind verhältnismäßig klein.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
23. Februar	10 a. m.		68	23,3	7,45 a. m. (23. Feb.)
23. „	2,40 p. m.	0,00	57	26,6	11 a. m. (23. „)
24. „	5,0 p. m.	0,008	52	28,0	3 p. m. (23. „)
25. „	5 p. m.	0,009	57	26,6	5,30 p. m. (23. „)
			66	24	8,40 a. m. (24. „)
			52	28	3,00 p. m. (24. „)
			61	26	4,20 p. m. (24. „)
			76	24,8	4,30 p. m. (25. „)

Nach meinen Beobachtungen transpirieren also ungefähr meterhohe Pflanzen selbst in der trockensten Zeit nur einige g pro Tag. Das Wetter war warm und windig, der Himmel völlig wolkenlos.

Sansevieria zeylanica.

(Taf. V, Fig. 27.)

Diese Pflanze kommt in den trockensten Gegenden Ceylons vor, oft mit Opuntia Dillenii zusammen; sie hält sich monatelang ohne Wasser frisch, die Blätter sind dick und fleischig wie bei einer Aloe. Sie zeigt ganz ausgeprägte Schutzmittel gegen zu starke Transpiration; die Außenwand der Epidermis ist sehr kräftig kutikularisiert und mit einem Wachsbelag versehen. Die Spaltöffnungen liegen tief eingesenkt.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben
5. Februar	5 p. m.	0,01
6. „	6 a. m.	0,06
14. „	6 a. m.	
16. „	3 p. m	0.04
18. „	10 a. m.	0,04
19. „	10,10 a. m.	0,06
20. „	11 a. m.	0,01
22. „	11 a. m.	

In 17 Tagen transpirierte die Pflanze, die ungefähr fußhoch war und 6 bis 7 Blätter besaß, 0,76 g täglich pro 100 qcm. In bezug auf die meteorologischen Angaben während der Beobachtung von Sansevieria zeylanica vergl. Seite 11.

Canna indica.

Diese Pflanze, die ja auch in zahllosen Varietäten bei uns in Gärten kultiviert wird, ist überall auf Ceylon verbreitet, und wächst wie so viele Scitamineen auf etwas feuchten Stellen. Die großen, 15 bis 45 cm langen Blätter haben ungefähr dieselbe lanzettliche Form wie unsere gewöhnliche Gartenvarietät.

Die Anatomie des Blattes bietet nur wenig Interesse; die Außenwand der kleinzelligen Epidermis ist ganz dünn; unter derselben liegt ein einschichtiges Wassergewebe, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt. Mit Bezug auf die spätere Erklärung der Bedeutung des Wassergewebes bemerke ich, daß die Wurzeln nur klein und knollenförmig ausgebildet sind. Die Exemplare, die ich bei meinen Versuchen verwendete, stammten aus einem Walde in der Nähe von Peradeniya; der Standort war wohl einige Stunden täglich der Sonne ausgesetzt, meist lag er jedoch im Waldschatten. Der Boden war nicht besonders feucht.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
11. Januar	9,40 a. m.	0,37	61	25,4	10 a. m.
11. „	5,40 p. m.	0,05			
12. „	8,40 a. m.	0,75	75	23,6	9,5 a. m.
12. „	4,10 p. m.		63	25,2	4,30 p. m.
15. „	4,30 p. m.	0,68			
16. „	5 p. m.	0,44	66	26,4	5 p. m.
17. „	9,45 a. m.	0,92	63	26,2	11,15 a. m.
17. „	5,30 p. m.	0,25	84	22,6	5,35 p. m.
18. „	9,15 a. m.	2,60			
18. „	3,30 p. m.	0,30	69	26,8	4,30 p. m.
19. „	8,30 a. m.	1,66	63	25,6	9,10 a. m.
19. „	3,15 p. m	0,52	54	30	3,30 p. m.
20. „	4,45 p. m.	0,62	94	24,4	5,0 p. m.
21. „	8,30 a. m		50	25,8	11 a. m.
23. „	7,15 a. m.	0,45	65	23,5	7,15 a. m.
24. „	8,5 a. m.	0,39	82	21,9	8,5 a. m.
24. „	5,5 p. m.	0,17	51	26,9	4 p. m.
25. „	8,45 a. m.		83	20,4	8 a. m.
25. „	3,40 p. m.	0,30			
26. „	9 a. m.	2,06	64	22,4	7,30 a. m.
26. „	4,20 p. m.	0,38			
27. „	9,15 a. m.	0,54	54	24,2	8,15 a. m.
28. „	9,15 a. m.	0,80	92	16	7 a. m.
28. „	5 p. m.	0,12			
29. „	8,15 a. m.		61	24,4	8 a. m.
4. Februar	9 a. m.	1,07	75	23,3	8 a. m.
4. „	6 p. m.	0,25			
5. „	8,45 a. m.	1,81		24	8,45 a. m.
5. „	5 p. m.	0,01			
6. „	7,40 a. m.	0,45	88	17,5	6,40 a. m.
6. „	11,10 a. m.	0,78	47	29,9	2,00 p. m.
6. „	6 p. m.	0,00	79	23,2	6,00 p. m.
7. „	7,15 a. m.				
14. „	9 a. m.	0,37			
14. „	4 p. m.	0,25			
15. „	5,15 p. m.	0,20	56	21,4	10,45 a. m.
16. „	11 a. m.		92	22,4	7,30 a. m.
22. „	5 p. m.	0,12	74	24.6	6 p. m.
23. „	7,45 a. m.	1,66	68	23,6	7,45 a. m.
23. „	2,40 p. m.	0,89	52	28	3 p. m.
23. „	5 p. m.	0,15	57	26,6	5,20 p. m.
24. „	8,40 a. m.	0,25	66	24	8,40 a. m.
24. „	4,20 p. m.		61	26	4,20 p. m.

Colocasia antiquorum

ist eine auf Ceylon und in den wärmeren Gegenden Indiens sehr verbreitete Aracee. Sie wird wild und kultiviert angetroffen und wächst mit Vorliebe auf feuchten Standorten. Die Blätter haben ein Aussehen wie bei dem gewöhnlichen Treibhaus-Caladium: sie sind herzförmig und erreichen eine Länge bis zu 40 cm und eine Breite bis 30 cm. Die Kutikula ist sehr dünn; die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt. Die Unterseite des Blattes ist mit einem bläulichen Wachsüberzug versehen, der augenscheinlich die Transpiration erheblich herabsetzt; denn nach dem Entfernen desselben steigt die Verdunstung ganz auffallend. Die Pflanze wächst am Rande von Reisfeldern. Die Versuche wurden im Schatten angestellt.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeiten angegeben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
9. Januar	3,30 p. m.	0,20	83	23,6	5,15 p. m.
10. „	8,20 a. m.	0,93	91	22,0	8,30 a. m.
10. „	10,35 a. m.	0,91	72	25,8	10,40 a. m.
10. „	3,10 p. m.		84	22,4	4,45 p. m.
11. „	9,50 a. m.	0,18	61	25,4	10 a. m.
12. „	8,40 a. m.	0,83	75	23,6	9,5 a. m.
12. „	4,10 p. m.	0,13	63	25,2	4,30 p. m.
13. „	10,15 a. m.	1,34	61	24,1	9,5 p. m.
14. „	8,45 a. m.	0,8	67	23,3	9 a. m. (14. Jan.)
14. „	5,00 p. m.	0,17	59	25,6	11 a. m. (14. „)
15. „	4,30 p. m.	0,24	58	25,6	5 p. m. (14. „)
16. „	5,00 p. m.	0,16	66	26,4	5 p. m.
17. „	9,45 a. m.	0,18	63	26,2	11,15 a. m.
17. „	5,30 p. m.	0,07	84	22,6	5,35 p. m.
18. „	9,15 a. m.	0,75	69	26,8	4,30 p. m.
18. „	3,30 p. m.	0,01			
19. „	8,30 a. m.	0,48	63	25,6	9,10 a. m.
19. „	3,15 p. m.	0,51	54	30	3,20 p. m.
20. „	4,45 p. m.	0,00	94	24,4	5 a. m.
21. „	8,30 a. m.	0,51	50	25,8	11 a. m.
22. „	9,30 a. m.		68	24	7,20 a. m.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
23. Januar			65	23,5	7,15 a. m.
24. „	8,5 a. m.	0,41	82	21,9	8,5 a. m.
24. „	5,5 p. m.	0,00	51	26,9	4 p. m.
25. „	8,45 a. m.	0,21	83	20,4	8 a. m.
26. „	9 p. m.	0.42	64	22,4	7,30 a. m.
26. „	4.20 p m.	0,25			
27. „	9,15 a. m.	0,21	54	24,2	8,15 a. m.
28. „	9,15 a. m.		92	16	7. a. m.

Cymbidium bicolor[1]).

(Vergl. Taf. VIII Fig. 43.)

23. Januar	7,15 a. m.	0,084	65	23,5	7,15 a. m.
23. „	12	0,07	62	26,6	3,20 p. m.
23. „	5,00 p. m.	0,01	79	23,2	9,5 a. m.
24. „	7,15 a. m.	0,09	82	21,9	8,5 a. m.
24. „	12	0,073	51	26,9	4,00 p. m.
24. „	6 p. m.	0,00	68	23,4	9,00 a. m.
25. „	8 a. m.	0,05	83	20,4	8,00 a. m.
25. „	3,00 p. m.	0,01	52	26,9	11,30 a. m.
25. „	5,00 p. m.	0,00			
26. „	8 a. m.	0,06	64	22,4	7,30 a. m.
26. „	4,20 p. m.	0,01			
27. „	8 a. m.		54	24,2	8,15 a. m.

Alstonia scholaris[1]).

(Taf. XIII Fig. 61.)

13. Februar	9,25 a. m.	0,30	Während der ganzen Versuchszeit herrschte das wundervollste Wetter mit unausgesetztem Sonnenschein am Tage, abends bildete sich eine Nebeldecke, die erst am folgenden Morgen gegen 8 Uhr verschwand. Die Temperatur war für alle Tage ungefähr die gleiche.		
13. „	2,40 p. m.	0,20			
13. „	5,15 p. m.	0,08			
13. „	7,00 p. m.	0,00			
14. „	7,00 a. m.	0,01			
14. „	8,40 a. m.	0,25			
14. „	12	0,40			
14. „	4,20 p. m.	0,01			
15. „	8,00 a. m.	0,02	55	27,6	10,45 a. m.
15. „	4,00 p. m.	0,00	58	28,3	5,15 p. m.
16. „	8,00 a. m.	0,03	91	22,4	7,30 a. m.
16. „	4,00 p. m.		49	30,8	3,00 p. m.

[1]) Nähere Angaben über die Anatomie dieser Pflanzen finden sich in meiner Abhandlung „Anatomisch-physiologische Untersuchungen aus den Tropen". Sitzungsberichte der Königl. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1902, S. 11 resp. 13

Nicotiana tabacum.

Mit Tabakpflanzen wurde eine größere Anzahl von Messungen vorgenommen. Zu den unten angeführten Tabellen ist zu bemerken, daß Nr. I in einem dichten Gebüsch stand, wo kaum ein Sonnenstrahl hinkam; hier blieb der Tau oft sehr lange liegen, bisweilen — an windlosen, aber doch sonnigen Tagen — waren bis 1 Uhr nachmittags noch die Tautropfen zu sehen. Nr. II stand im Freien, aber doch etwas beschattet. Nr. III war vollständig unbeschattet. Der 17. Februar war ein sehr heißer Tag und Nr. II und III gingen bei der Gelegenheit ein. Nun wurde Nr. I auf den Platz von Nr. III gestellt. Nr. IV diente zu Versuchen in den wüstenartigen Gegenden Nord-Ceylons (Jaffna): es stand auf einem offenen Platz und war den ganzen Tag den Sonnenstrahlen ausgesetzt. Der Tabak wird in diesen Gegenden viel kultiviert, muß aber ein- bis zweimal täglich künstlich bewässert werden[1]).

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben
	I.	
4. Februar	11 a. m.	0,05
4. „	6 p. m.	0
5. „	8,45 a. m.	0,14
5. „	5,00 p. m.	0,00
6. „	7,40 a. m.	0,16
6. „	6,00 p. m.	
13. „	10,30 a. m.	2,89
13. „	6,00 p. m.	0,00
14. „	7,30 a. m.	0,62
14. „	4,00 p. m.	0,04
15. „	9 a. m.	0,47
15. „	5,15 p. m.	0,05
16. „	11,00 a. m.	0,47
16. „	3 p. m.	
18. Februar	6,20 p. m.	0,16
19. „	10,10 a. m.	2,78
19. „	5,0 p. m.	0,26
20. „	8 a. m.	0,97
22. „	11 a. m.	
23. „	10 a. m.	2,88
23. „	2,40 p. m.	0,89
23. „	5 p. m.	0,25
24. „	8,40 a. m.	2,56
24. „	4,20 p m.	
	II.	
4. Februar	11 a. m.	0,53
4. „	6 p. m.	

[1]) Über die meteorologischen Verhältnisse vergl. Seite 11 (Peradeniya).

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben
(4. Februar)	(6 p. m.)	0,55
5. „	8,45 a. m.	1,55
5. „	5,00 p. m.	0,01
6. „	7,40 a. m.	0,82
6. „	11,10 a. m.	1,69
6. „	6,00 p. m.	0,35
7. „	7,15 a. m.	
14. „	7,30 a. m.	1,90
14. „	4,00 p. m.	0,14
15. „	9,00 a. m.	2,91
15. „	5,15 p. m.	0,24
16. „	11,00 a. m.	1,70
16. „	3 p. m.	

III.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben
5. Februar	8,45 a. m.	1,11
5. „	5,00 p. m.	0,03
6. „	7,40 a. m.	1,88
6. „	11,10 a. m.	1,50
6. „	6 p. m.	0,44
7. „	7,15 a. m.	
14. „	7,30 a. m.	2,55
14. „	4,00 p. m.	0,16
15. „	9,00 a. m.	2,25
15. „	5,15 p. m.	0,23
16. „	11 a. m.	1,90
16. „	3 p. m.	

IV. (Jaffna).

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
21. März	6,50 a. m.	1,15	85	25	6,50 a. m.
21. „	9,30 a. m.	2,1	78	27	9,30 a. m.
21. „	12	3,01	56	30	12
21. „	2 p. m.	3,82	52	32,2	2 p. m.
21. „	3,30 p. m.		53	32	3,30 p. m.

Asplenium Nidus.

Dieser epiphytische Farn gehört zu den größten Zierden der feuchtwarmen Wälder in Ceylon. In der von Göbel[1]) schon beschriebenen, bekannten Weise sammeln sich in den Blattrosetten mehr oder weniger zersetzte Blattmassen mit Humus gemischt an. Infolge der Feuchtigkeit, die hier immer vorhanden ist, leidet die Pflanze nie an Wassermangel. Anpassungen gegen zu starke Transpiration werden deshalb nur in geringem

[1]) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen Seite 215.

Maße vorkommen. Die Kutikula der Blätter ist etwas verdickt; unter der Oberseite liegt ein einschichtiges Wassergewebe. Die Spaltöffnungen, die sich nur an der Unterseite des Blattes finden, sind nicht eingesenkt.

Ich experimentierte in Peradeniya mit einem großen Exemplar, das mir aus Colombo zugesandt wurde. Die Wurzeln wurden während der Versuche durch Umhüllen mit wasserdichtem Tuch, wie unten bei Polypodium q. beschrieben, an der Verdunstung gehindert.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
18. Februar	6 p. m.	0,00	75	24,8	6,20 p. m.
19. „	8 a. m.	0,07	62	26,6	11 a. m.
19. „	10 a. m.	0,13	67	25	5 p. m.
19. „	5 p. m.	0,01			
20. „	8 a. m.	0,13	67	24,1	8 a. m.
21. „	8 a. m.	0.60	51	28	11 a. m.
21. „	10 a. m.	0,80			
21. „	12	1,07			
21. „	2 p. m.	1,03			
21. „	4 p. m.				

Aus den oben angeführten Messungen geht besonders hervor, wie überaus ungleich die täglichen Transpirationsgrößen selbst während der trockenen Zeit ausfallen können.

Polypodium (Pleopeltis) quercifolium.

(Tafel VIII, Fig. 42 c.)

Dieser epiphytische Farn ist auf Ceylon sehr verbreitet (vergl. Christ, die Farnkräuter der Erde S. 116 und Göbels Pflanzenbiol. Schilderungen Bd. I S. 214). Er ist mit reihenweis gestellten, sterilen, sehr rasch absterbenden und alsdann trockenhäutigen, herzförmigen, sitzenden, konkav gelappten Niederblättern versehen. In den Vertiefungen derselben leben Regenwürmer, die den Pflanzen Erde zutragen. Kleine Wurzeln er-

strecken sich hinein, um die Erde für die Pflanze zu verwerten; auch in der trockenen Jahreszeit verbleibt die Erde hier lange feucht; dauert aber die regenlose Periode zu lange, verdorren sämtliche Blätter und das Rhizom wird nun von den trockenen Pflanzenresten umgeben.

Die fertilen Blätter sind etwa meterlang und 30 cm breit.

Es ist nicht zu erwarten, daß die Anatomie der Blätter irgend eine xerophytische Anpassung zeigt, da ja den Blättern während der ganzen Vegetationsperiode eine genügende Feuchtigkeit zur Verfügung steht. Die Außenwand der einschichtigen Epidermis ist nicht nennenswert verdickt, das Blattgewebe ist ziemlich locker, und die Spaltöffnungen, die nur an der Unterseite vorkommen, sind nicht eingesenkt. Die Pflanze wächst in der Regel im vollen Tageslicht und sucht nicht wie so viele andere tropische Farne dunkle, feuchte Standorte auf.

Ich experimentierte mit zwei Exemplaren, die in luftdicht verschlossene Säcke von Wachstuch eingeschnürt wurden, so daß nur die transpirierenden Blätter herausragten. Sie wurden an denselben Platz gestellt, an dem sie gewachsen waren.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und bezogen zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
		1. Versuchspflanze.			
17. Januar	11 a. m.	0,08	63	26,2	11,15 a. m.
17. „	5,30 p. m.	0,41	84	22,6	5,35 p. m.
18. „	9,15 a. m.	1,07			
18. „	4,15 p. m.	0,08	69	26,8	4,30 p. m.
19. „	8,30 a. m.	0,14	63	25,6	9,10 a. m.
19. „	3,30 p. m.	0,28	54	30,0	3,30 p. m.
20. „	4,45 p. m.	0,04	94	24,4	5 p. m.
21. „	8,30 a. m.		50	25,8	11 a. m.
23. „	7,15 a. m.	0,72	65	23,5	7,15 a. m.
25. „	3,00 p. m.	0,31			
26. „	4,20 p. m.	0,63	64	22,4	7,30 a. m.
29. „	10 a. m.	0,67	82	23,2	8 a m.
4. Februar	9 a. m.		75	23,3	8 a. m.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und Loch in zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeit angaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
		2. Versuchspflanze.			
17. Januar	11 a. m.	0,32	63	26,2	11,15 a. m.
17. „	5,30 p. m.	0,39	84	22,6	5,35 p. m.
18. „	9,15 a. m.	1,87			
18. „	4,15 p. m.	0,00	69	26,8	4,30 p. m.
19. „	8,30 a. m.	0,83	63	25,6	9,10 a. m.
19. „	3,15 p. m.	0,41	54	30,0	3,30 p. m.
21. „	8,30 a. m.	0,75	50	25,8	11 a. m.
23. „	7,15 a. m.	0,31	65	23,5	7 15 a. m.
25. „	3,00 p. m.	0,28			
26. „	4,20 p. m.	0,21	64	22,4	7,30 a. m.
29. „	10 a. m.		82	23,2	8 a. m.

Nidularium (fulgens?),

eine aus Brasilien stammende Bromeliacee, lebt im Heimatlande angeblich epiphytisch, in Peradeniya wurden die Exemplare in Töpfen gezogen. Die jungen Blätter bilden wie bei so vielen Arten dieser Familie einen mächtigen Trichter, der reichlich Wasser sammelt. Dies Wasser, dessen Menge oft ein halbes Liter beträgt, stellt eine schmutzige Flüssigkeit dar, in welcher kleine Tiere und verfaulende organische Bestandteile umherschwimmen. Die Wurzeln sind schwach ausgebildet; es unterliegt in vielen Fällen gar keinem Zweifel, daß Schimper nicht recht hat, wenn er behauptet (die epiphytische Vegetation Amerikas S. 68), daß das im Blattrichter aufgespeicherte Wasser nicht nur nützlich, sondern sogar unentbehrlich sei; in unserem Fall ernährte sich die Pflanze jedenfalls mehrere Wochen nur durch Aufnahme von Erdwasser, da das Trichterwasser abgegossen wurde. Wie die Tabelle zeigt, transpiriert die Pflanze so wenig, daß an gewöhnlichen Tagen der Tau, der im Laufe der Nacht gefallen ist, ausreichen muß, um den Bedarf zu decken. Wie viele Bromeliaceen, so ist auch diese mit den bekannten

Haarbildungen versehen, durch welche die Blätter wässerige Lösungen aufnehmen können. Die Außenwand der Epidermis und die Radialwände sind verdickt und stark kutikularisiert; die Spaltöffnungen, die nur an der unteren Seite vorkommen, liegen tief eingesenkt. Durch diese letzteren Angaben wird es uns erklärlich, daß die Pflanze so wenig transpiriert. Meine Versuchspflanze besaß 14 Blätter, von denen verschiedene eine Länge von ungefähr 30 cm hatten; die gesamte Blattoberfläche betrug 1150 qcm. Es war also eine nicht unansehnliche Topfpflanze, aber trotzdem transpirierte sie in 29 Stunden nur 2,6 g (vom 22. bis 23. Januar).

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben
22. Januar	11 a. m.	0,23
23. „	10 a. m.	0,14
23. „	2,40 p. m.	0,08
26. „	9,40 a. m.	0,07
3. Februar	9,30 a. m	

Die Temperaturen und die Feuchtigkeitsangaben vergl. Seite 11.

Acanthus ilicifolius

gehört zu den gewöhnlichsten Mangrovepflanzen, er liebt den schlammigen, salzhaltigen Boden, läßt sich aber auch leicht anderswo kultivieren und gedeiht in Peradeniya sehr gut ohne Zusatz von Chlornatrium. Die Exemplare in den Mangrovesümpfen haben dicke, lederartige, bilateral gebaute Blätter, deren Kutikula nicht verdickt ist, die Spaltöffnungen sind eingesenkt; unter der Epidermis der Oberseite liegt ein 2 bis 3 schichtiges Wassergewebe, die Palisaden liegen in 2 bis 3 Reihen übereinander. Zu meinen Versuchen benutzte ich teils

Pflanzen, die in die schlammige Mangroveerde eingepflanzt waren und immer mit 3% Chlornatriumlösung begossen wurden, teils solche, die in Peradeniya, aber ohne Zusatz von Kochsalz, gezogen waren. Bei diesen war das Wassergewebe beinahe verschwunden und kam nur hier und dort stellenweise vor; die Blätter waren auch viel dünner und kaum lederartig.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	
		in Mangroveerde gezogen	in gewöhnlich. Gartenerde gezogen
9. März	10,00 a. m.	1,1	2,00
10. „	8 a. m.	4,5	9,4
14. „	3 p. m.		

Die Pflanzen standen während der Messungen nebeneinander.

Hieraus geht hervor, daß die Pflanzen, die in gewöhnlichem Boden kultiviert wurden, doppelt, ja sogar mehr als doppelt so viel transpirierten als solche, die in dem der Mangrove wuchsen.

Rhizophora Mangle.

Ich experimentierte mit kleineren Sträuchern, die Mr. Willis mir aus den Mangrovesümpfen in der Nähe von Colombo eintopfen ließ. Einige wurden mit Salz kultiviert, andere nicht, wie bei Acanthus ilicifolius. Auf die Anatomie der Blätter werde ich bei dem Kapitel „Direkte Anpassung“ näher zurückkommen; vorläufig sei nur bemerkt, daß die Blätter in den Mangroven ein mehrschichtiges Wassergewebe haben; die Spaltöffnungen sind etwas eingesenkt und die Kutikula stark verdickt. In den Exemplaren, die ohne Salz kultiviert wurden, war das Wassergewebe nur schwach ausgebildet, die Spaltöffnungen nicht eingesenkt und die Kutikula viel dünner als bei den Mangroveexemplaren. (Vergl. die anatomischen Tafeln.)

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	
		in Mangroveerde gezogen	in gewöhnlich. Gartenerde gezogen
9. März	10 a. m.	} 2,0	} 3,7
10. „	8 a. m.	} 9,3	} 17,4
14. „	3 p. m.		

Die Pflanzen standen während der Messungen nebeneinander.

Die Pflanzen, die in der gewöhnlichen Erde gezogen waren, transpirierten demgemäß bedeutend mehr als die Mangrovepflanzen in demselben Zeitraum.

Avicennia officinalis

gehört bekanntlich zu den gewöhnlichsten Mangrovebäumen. Die Exemplare wurden teils in schlammiger Mangroveerde, teils in gewöhnlicher, mit 5% Kochsalzlösung befeuchteter Gartenerde gezogen. Der Unterschied zwischen den Blättern der beiden Standorte war nicht so erheblich wie in vielen anderen Fällen. Sie blieben immer mit einer grauen Haarbekleidung der Unterseite versehen, die Spaltöffnungen lagen nicht eingesenkt, nur das Wassergewebe, das in den Magroveexemplaren aus 4 bis 5 Schichten bestand, wurde in der Gartenerde auf 7 bis 8 Schichten erhöht. (Näheres im letzten Kapitel.)

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	
		in Mangroveerde gezogen	in Gartenerde gezogen
9. März	10 a. m.	} 3,00	} 2,1
10. „	8 a. m.	} 13,7	} 10,5
14. „	3 p. m.		

In diesem Falle ist der Unterschied zwischen den beiden Versuchspflanzen also bedeutend geringer als bei den beiden vorhergehenden.

In der Beobachtungszeit standen die Versuchspflanzen nebeneinander.

Lumnitzera coccinea

gehört gleichfalls zu den allergewöhnlichsten Bestandteilen der Mangrovewälder. Die Kutikula ist etwas verdickt, die Spaltöffnungen nicht eingesenkt, die Mitte des Blattes ist von einem großen Wassergewebe eingenommen. Ich benutzte bei meinen Untersuchungen nur Pflanzen, die in Mangroveerde gezogen wurden, denn in gewöhnlicher Gartenerde gedeihen sie nicht besonders und sterben schließlich ab. Aus diesem Grunde stellte ich nur eine einzige Messung an. Es ergab sich, daß die Pflanze vom 9. März 10 a. m. bis 10. März 8 a. m. 1,7 g pro 100 qcm transpirierte.

Ficus elastica.

Die Anatomie des Blattes ist ja allgemein bekannt. Die Außenwand der Epidermis ist ziemlich stark kutikularisiert; sowohl an der Ober- wie an der Unterseite befindet sich ein großes Wassergewebe; die Spaltöffnungen liegen eingesenkt. Der Blattbau ist also durchaus xerophytisch[1]. Ficus elastica kommt übrigens auf Ceylon nicht wild vor, sondern in feuchten Wäldern am Fuße von Sikkim im Himalaya, in Assam, Burma usw. Auf Java habe ich nicht weit von Buitenzorg herrliche, wildwachsende Bäume gesehen. Im freien Zustand sieht der Baum ganz anders aus als unsere gewöhnliche Zimmerpflanze; die Blätter sind nämlich auf den alten fertilen Zweigen viel kleiner und breiter als bei den jungen Sprossen; nur auf diesen haben sie die uns bekannte lange, ovale Form. Ich habe mit

[1]) Anfangs lebt der Baum epiphytisch.

Ficus elastica einige Versuche gemacht, weil auch Giltay und Haberlandt[1]) in Buitenzorg mit dieser Pflanze einige Messungen angestellt haben.

Datum	Stunde	Verdunstungen in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben	Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen
23. Februar	10 a. m.	0,41	65	23,5	7,15 a. m.
23. „	2,40 p. m.	0,51	62	26,6	3,20 p. m.
23. „	5 p. m.	0,02	79	23,2	9,5 p. m.
24. „	8 a. m.	0,61	82	21,9	8,5 a. m.
24. „	12,5 p. m.	0,63	51	26,9	4 p. m.
24. „	5 p. m.	0,01	68	23,4	9 p. m.
25. „	8 a. m.	0,41	83	20,4	8 a. m.
25. „	12,7 p. m.		52	26,9	11,30 a. m.

Haberlandt fand, daß in der Zeit vom 2. bis 5. Januar die Transpirationsgröße pro Tag und 100 qcm 1,52 g betrug. Meine Versuche zeigen ungefähr dieselben Resultate wie diejenigen Giltays, der vom 24. bis 26. Oktober experimentierte (vergl. Vergl. Studien über die Stärke der Transp. in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. Pringsheims Jahrbücher Bd. XXX).

Rückblick.

Ich habe schon oben angedeutet, daß sich vor einiger Zeit eine sehr lebhafte Polemik über die Transpiration der Gewächse in den Tropen entspann, besonders auf Grund von experimenteller Beobachtung, die Haberlandt über die Verdunstungsgröße bei verschiedenen Pflanzen in dem botanischen Garten zu Buitenzorg anstellte[2]).

[1]) Haberlandt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Wiener Akademie Bd. 101, Abt. 1, S. 785.

[2]) Die ganze Polemik ist in Burgersteins „Die Transpiration der Pflanzen“ (Jena 1904) ausführlich behandelt; auch finden sich dort die nötigen Literaturangaben.

Aus äußeren Ursachen sah sich dieser genötigt, bei seinen Versuchen unbewurzelte Pflanzen zu verwenden. Er experimentierte mit abgeschnittenen Zweigen oder auch einzelnen Blättern, deren untere Enden in wassergefüllte Glaszylinder tauchten, die mit durchbohrten, gut passenden Korkpfropfen verschlossen waren. Der eventuelle Zwischenraum zwischen den Rändern der Öffnung und dem Zweige oder Blattstiel wurde mit Baumwolle gut verstopft. Für die Zwecke, die Haberlandt verfolgte, scheint diese Methode vollständig ausreichend; denn es handelte sich für ihn nicht so sehr um die Bestimmung der absoluten Transpirationsgröße als vielmehr darum, das Verhältnis der Transpirationsgröße tropischer Gewächse zu der der einheimischen oder eingebürgerten Pflanzen kennen zu lernen. Über die aus einer solchen Versuchsmethode entspringenden Fehler war Haberlandt durchaus im klaren; aber da ja in Wasser gestellte Pflanzenteile stärker als im Boden wurzelnde Pflanzen transpirieren, so glaubte er, daß der Fehler um so weniger in Betracht kommen könne „als er natürlich zu ungunsten der schon von vornherein sehr wahrscheinlichen Annahme in die Wagschale fiel, daß in einem feuchtwarmen Tropenklima die Transpiration bedeutend geringer sein müßte als in unserem mitteleuropäischen Sommer" (l. c. S. 793). Seine Versuchsobjekte standen auf einem freien Platze vor dem Laboratoriumsgebäude unter einem allseits offenen Zelte aufgestellt, dessen mattes Glasdach mit Schlinggewächsen bekleidet war. Vor direkter Insolation wie vor Benetzung durch Regen waren sie vollkommen geschützt. Die Transpirationsverluste wurden täglich zweimal ermittelt. Die erste Wägung wurde gewöhnlich um 7 Uhr morgens, die zweite um 3 Uhr nachmittags vorgenommen. Für Haberlandts Zwecke war dies die beste Einteilung; denn sie ermöglichte es, im Durchschnitt zu berechnen, um wievielmal die Transpiration in einer Vormittagsstunde größer war, als in einer der Transpiration sehr ungünstigen Nacht- und

Nachmittagsstunde. Haberlandt hat im ganzen 17 verschiedene Pflanzen untersucht. Aus der Vergleichung der mitgeteilten Tabellen schließt er, daß die Transpiration der untersuchten Tropenpflanzen in dem feuchtwarmen Klima zu Buitenzorg bedeutend geringer ist als die Transpiration von Gewächsen, welche in unserem mitteleuropäischen Klima gedeihen. Von den verwendeten Pflanzenarten verloren pro Tag und 100 qcm Blattfläche 9 weniger als 1 g, 6 zwischen 1 bis 2 g und nur 2 transpirierten stärker, nämlich Phönix sp. 2,6 g und Acalypha tricolor 3,25 g. Pro 24 Stunden und 1 g Blattgewicht verloren von 15 Arten 11 weniger als 0,5 g, 3 zwischen 0,5 bis 1 g, Acalypha 1,8 g.

Den Untersuchungen Haberlandts traten verschiedene Forscher entgegen, wie z. B. Stahl, Wiesner, Burgerstein, Giltay u. a. Besonders Giltay macht verschiedene kritische Bemerkungen über Haberlandts Versuchsmethoden; er hebt hauptsächlich dreierlei Einwände hervor: 1. Da die Buitenzorger und Grazer Versuchspflanzen vor Insolation und Beregnung geschützt waren, so fragt es sich, inwieweit die mögliche Verschiedenheit in der Stärke dieser Faktoren an beiden Orten die Transpiration beeinflußt hatten. 2. Hier und dort wurde mit ganz verschiedenen Pflanzen experimentiert. 3. Es wurden nur abgeschnittene Zweige und Blätter verwendet l. c. S. 615).

Von den Transpirationsversuchen Giltays sind besonders jene beachtenswert, die mit Topfpflanzen von Helianthus annuus einerseits in Holland, andererseits in Buitenzorg gemacht wurden. Das Mittel aller Beobachtungen mit Helianthus, die während des Tages angestellt wurden, ergab nun für Buitenzorg und für Wageningen dieselbe Zahl, nämlich 0,6 g pro Stunde und 100 qcm Blattfläche. Für den Standort in Tjibodas (einem bekannten Berggarten auf Java) ergaben sich 0,39 g. Auch bei einigen anderen Pflanzen wurden die Transpirationswerte ermittelt; sie gaben andere Resultate als Haberlandts Versuchsobjekte, so

daß Giltay sich äußert: „Ich kann also nicht anders, als meiner Meinung Ausdruck geben, daß wirklich die Transpiration in den Tropen nicht so gering ist, als man geglaubt hat, annehmen zu müssen“. Auf die Arbeit von Giltay folgte eine Erwiderung von Haberlandt; er bemerkt: „Wenn ich daraus (aus seinem Transpirationsversuche) die Folgerung ableite, daß im feuchtwarmen Tropenklima die Gesamttranspiration mindestens um das Zwei- bis Dreifache hinter der Transpiration zurückbleibt, wie sie in unserem Klima gewöhnlich ist, so wird die Richtigkeit dieses Satzes durch die selbstverständliche Tatsache, daß auch in feuchten Tropengebieten die Transpiration bei direkter Besonnung recht hohe Werte erreichen kann, nicht umgestoßen. Mit der Einschränkung, daß jene Folgerung zunächst bloß für die mit Ausschluß direkter Besonnung transpirierender Pflanzen gilt, wird dieselbe kaum anzufechten sein“[1]).

Meine Untersuchungen bringen mich in die angenehme Lage, in gewissen Fällen sowohl Haberlandt wie Giltay recht geben zu können.

Aus der Vergleichung meiner Tabellen ergibt sich in erster Linie, daß in dem feuchtwarmen Tropenklima die Transpiration der Gewächse in der Trockenzeit am Tage viel stärker ist als in der Nacht. Gegen 6 Uhr abends hört sie im allgemeinen auf und fängt erst um 7 Uhr des nächsten Tages wieder an. In der Regenzeit tritt eine nennenswerte Transpiration im günstigsten Falle erst mehrere Stunden später ein und hört nach kurzer Zeit wieder auf, so daß in dieser Periode die Verdunstung höchstens nur auf einige Stunden am Tage beschränkt ist. Die Luft ist an solchen Tagen beinahe unausgesetzt wassergesättigt, und ein dichter Nebel ruht über der Landschaft bis gegen Mittag. Ich habe in den Tropen Zeiten erlebt, in welchen das Klatschen des Regens wochenlang

[1]) Pringsheims Jahrbücher, l. c. Bd. XXXI, S. 274.

andauerte, eine drückende, feuchte Treibhausluft die Zimmer erfüllte und ganze Wälder von Penicillium auf den Schuhen und Ledersachen wuchsen. Es hat dann keinen Zweck, Transpirationsmessungen vorzunehmen, selbst wenn die Pflanzen gegen den Regen geschützt sind.

Aber auch während der feuchtesten Jahreszeit vergehen doch an den meisten Orten selten mehrere Tage hintereinander, ohne daß nicht wenigstens einige Stunden Sonnenschein dazwischen kämen. Am 11. Dezember z. B. trat ein solcher Tag ein, und bei der Gelegenheit transpirierte die Pflanze auch sehr kräftig.

Daß die Verdunstung in der Regenzeit besonders in der Nacht gering ist, bedarf kaum einer näheren Begründung; denn die relative Luftfeuchtigkeit ist in der Regel immer 100. Aber selbst während der trockenen Witterung (vom Januar bis März, Juli bis September) bleiben die Nächte durchgehends ebenso feucht, und es bildet sich sehr oft eine Nebeldecke, die an windstillen Tagen noch bis 10 Uhr vormittags zu beobachten ist. Andererseits macht sich in dieser Zeit nicht selten ein trockener Wind bemerkbar; er zwingt die Pflanzen zur Transpiration auch wärend der Nacht. In der Nacht vom 18. bis 19. Januar war dies z. B. der Fall. Die Versuchspflanzen verdunsteten dann sehr lebhaft; am folgenden Morgen war gar keine Taubildung zu beobachten und die relative Feuchtigkeit gering. Sonst fällt ja gegen Ende des Nordost-Monsuns in der Nacht viel Tau, der oft bis 10 oder 11 Uhr vormittags als Tropfen auf den Blättern liegen bleibt; in den Gebüschen und Wäldern habe ich ihn sogar oft bis 1 Uhr nachmittags beobachtet, obgleich die Sonne außerhalb des Waldes den ganzen Tag unbedeckt geblieben war. In den großen Wäldern in Süd-Borneo fand ich es während meines dortigen Aufenthalts in der Trockenzeit sogar immer feucht; es herrschte allerdings immer Halbdunkel; denn die Sonnenstrahlen vermochten nicht das dichte

Laubdach zu durchdringen. Solche Umstände verursachen natürlich auch große Schwankungen der Transpirationswerte. Schon aus den Messungen Haberlandts geht ja als wahrscheinlich hervor, — wenn er auch nur mit abgeschnittenen Pflanzenteilen Versuche anstellte —, daß die Transpiration in den Vormittagsstunden erheblich größer ist als in den übrigen Stunden des Tages. Diese Annahme Haberlandts habe ich vollauf bestätigen können. Jenes Ergebnis wiederholt sich beinahe täglich: die starke Transpiration in den wenigen Stunden scheint den Pflanzen auch nicht weiter zu schaden. Man spürt wohl an allen Pflanzen, die mit einer dünnwandigen Epidermis versehen sind, eine Erschlaffung, aber sie erholen sich im Laufe der Nacht. Selbst die europäischen Rosen, die so oft in den tropischen Gärten kultiviert werden, zeigen gewöhnlich in der Trockenzeit kein anderes Aussehen als bei uns an heißen Sommertagen. Aber plötzlich ändert sich das Bild. Das Laub verdorrt, und selbst einheimische Bäume verlieren ihre Blätter wie bei uns im rauhen Spätherbst. Ich habe verschiedene solcher Tage aufgezeichnet. Wer an Rheumatismus leidet, fühlt schon im voraus, wann ein solcher Tag kommt. Ich habe z. B. notiert: 22. Februar: Heute vormittag schönes Wetter, die Temperatur um 11 Uhr a. m. 28° C (Luftfeuchtigkeit 58), von 2½ Uhr p. m. bis 6 p. m. Regen, Temp. 24,6° C. Die Nacht war feucht. — 23. Februar: Heute morgen windiges, klares Wetter; kein Nebel; der Tau blieb bis 9 Uhr a. m. liegen. Der unangenehme Wind nimmt zu; um 11 Uhr a. m. 26° C, die Luftfeuchtigkeit 59, um 3 Uhr p. m. 28° C (Luftf. 51), um 5,30 Uhr p. m. 26° C (Luftf. 59).

24. Febr.: Heute nacht war der Himmel ganz klar, Temp. um 2 Uhr a. m. 20° C (Luftf. 93); morgens geringe Taubildung, der Himmel blieb den ganzen Vormittag wolkenlos, Temp. 8,40 Uhr a. m. 24° C (Luftf. 65), der unangenehme Wind dauert fort, die Blätter fallen in großen Mengen ab, besonders

bei Theobroma Cacao, Terminalia-Arten usw., Temp. 3 Uhr p. m. 28° C (Luftf. 51), 4,20 Uhr p. m. 26° C (Luftf. 60). Nach $^1/_2$5 Uhr wurde der Himmel bewölkt, während der Wind stark zunahm.

25. Febr.: Heute der Himmel mit Wolken bedeckt, sehr windig. Große Massen von abgefallenen Blättern liegen umher; alle besitzen eine dünnwandige Epidermis und haben weder Wassergewebe, noch sonstige Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung.

An diesen windigen Tagen transpirierten die Pflanzen überaus lebhaft; ich verweise auf meine Messungen bei Canna indica, Nicotiana u. a. Verschiedene Topfpflanzen gingen an diesem Tage ein, wie z. B. Impatiensarten, Theobroma Cacao u. a. Sehr gut hielten sich aber Canna indica, Alstonia scholaris, Ficus elastica u. a. Gelegentlich mache ich schon jetzt darauf aufmerksam, daß die ersteren gar keine Anpassungen gegen zu starke Verdunstung haben, während dies bei den letzteren der Fall ist. Daß selbst an solchen Tagen die ausgeprägt xerophytisch gebauten Pflanzen gar keine Spur von übermäßiger Verdunstung zeigen, sei auch nur beiläufig bemerkt.

Sehr interessant ist eine Beobachtung, die Wiesner[1]) während seines Aufenthalts in Buitenzorg machte, um sich durch eigene Beobachtungen über das Verhalten frei exponierter krautiger, überhaupt zarterer Pflanzen zum Regen zu unterrichten. Wiesner ließ sich mehrere derartige Pflanzen eintopfen und an einer dem Regen vollkommen zugänglichen Stelle des Gartens aufstellen. Da Topfpflanzen in den Töpfen im länger andauernden Sonnenscheine Gefahr laufen, durch Eintrocknen zugrunde zu gehen, so ließ er die Töpfe in den Boden eingraben. Als Versuchspflanzen dienten: ein Coleus, ein sehr zackblättriges Adiantum, eine noch ganz krautige Jatropha und endlich Mimosa

[1]) Wiesner, Untersuchungen über die mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze. Ann. du jardin Buitenzorg. Volume XIV (1897), p. 324.

pudica. Diese Versuchspflanzen waren vollkommen gesund und kräftig. Eine Versuchsreihe begann am 21. Dezember 1893. Die Pflanzen waren täglich, und an einigen Tagen (23. Dez. 26 mm, 27. Dez. 27 mm, 28. Dez. 16 mm Regenhöhe) sogar starkem Regen ausgesetzt. Der 29. Dez. war ein vollkommen regenfreier Tag, der Vormittag war sonnig, und am Mittag war die Sonne vollkommen unbedeckt. „An diesem Tage gingen alle Versuchspflanzen, welche auch an diesem Tage nicht begossen wurden, durch Verdorren zugrunde.“ Wiesner führt dies besonders an „weil noch immer die Meinung verbreitet ist, daß im heißfeuchten Tropengebiete die Transpiration sehr gering ist“. Die angeführte Beobachtung lehrt, wie Wiesner hinzufügt, „welche enorme Transpiration sich einstellen kann und sich immer einstellt, wenn die Organe isoliert sind“ — aber auch wie schwankend die Transpirationswerte sind.

Solche Tage, die plötzlich die Pflanzen zu sehr großer, vorübergehender Transpiration antreiben, sind in den Tropen keine Seltenheit: auch ich erlebte es, daß mir während meines Aufenthaltes in Buitenzorg eines Tages plötzlich die Pilze eintrockneten. In Peradeniya habe ich besonders im Januar und Februar verschiedene solcher Begebenheiten notiert, wie sie oben von mir angegeben sind. Man könnte vielleicht geneigt sein, zu glauben, daß auffallend trockene Tage an der Küste nicht vorkämen, weil die Seeluft immerhin einen höheren Grad von Feuchtigkeit besitzt. Versuche, die ich an Tabak in Negombo (einer kleinen Stadt an der Westküste von Ceylon nördlich und nicht weit von Colombo) anstellte, zeigten, daß auch hier ebenso hohe Ziffern wie in Peradeniya erlangt werden können.

Es ist nun für die meisten tropischen Pflanzen eine absolute Notwendigkeit, durch irgend ein Schutzmittel gegen eine solche plötzlich, wenn auch nicht häufig eintretende Gefahr des Austrocknens gesichert zu sein. Wie wir in dem nächsten Abschnitt sehen werden, finden wir u. a. auch ein solches in dem Wassergewebe.

Durchaus verschieden sind nun die Verhältnisse in Nord-Ceylon, wo die Gegenden überaus trocken und beinahe wüstenartig sind. Schon die physiognomischen Eigentümlichkeiten der Wälder des zentralen und des nördlichen Ceylons beweisen uns den großen Unterschied in den Feuchtigkeitsverhältnissen. Die Bäume Nord-Ceylons sind klein und zeigen nie die Laubmassen und die Mannigfaltigkeit der Blattformen der feuchten Wälder. In den letzteren erfordert die geringere Verdunstung und die schwache Beleuchtung eine große Blattfläche; Baumblätter, die eine Länge von 40 cm erreichen, sind dort keine Seltenheit, wo die äußeren Verhältnisse nur in beschränktem Maße der Formbildung der Blätter Schranken setzen. In den trockenen Gegenden Ceylons bedingt dagegen die größere Transpiration eine Reduktion des Laubes, und verursacht gewisse Typen, besonders solche mit lederartigen Blättern. Die Bäume mit flügelförmigen Brettwurzeln an ihrer Basis[1], die in den feuchten Wäldern so überaus häufig sind, fehlen hier vollständig, wo die Bäume nur eine geringe Höhe erreichen, die keine besonderen Stützmittel notwendig macht. Epiphyten und Lianen, die durchgehends ein feuchtes Klima beanspruchen, sind spärlich oder fehlen ganz. Schon hieraus sehen wir also,

[1]) Eine ganz andere Auffassung hat in diesem Falle Schimper (Die epiphytische Vegetation Amerikas S. 159), der diese Brettwurzeln mit der Transpiration in Verbindung setzt: „im Urwalde nämlich kann sich der Baum mit einem schmalen Transpirationsstrom begnügen und läßt daher die in der Pflanzenwelt überall zum Vorschein tretende Sparsamkeit in der Stammbildung zum Vorschein kommen; der Stamm wird im Verhältnis zur Krone und durch Strebepfeiler aufrecht gehalten, während in der Savanne wie in unseren Wäldern der mächtige Transpirationsstrom einen dicken Stamm erfordert.“ Die Schimpersche Annahme will ich dahingestellt sein lassen; ich kann jedenfalls nicht beistimmen, wenn er auf eine überall in der Pflanzenwelt zum Vorschein tretende Sparsamkeit hinweist. Bekanntlich ist es geradezu eine Materialverschwendung, wenn z. B. die Dicotylenbäume nicht hohl sind. Vom Gesichtspunkt der Statik aus zeugt die Verwendung eines massiven Zylinders bei Höhenbauten durchaus nicht von Sparsamkeit in bezug auf Verwendung von Material (vergl. Schwendener „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen“). Es lassen sich viele Fälle erwähnen, bei welchen die Pflanzen geradezu in unnützer Weise produzieren. Die enorme Zahl von unbenutzten Pilzsporen und Konidien, von Pollenkörnern usw. zeugen hiervon.

wie die Verdunstungsfrage tief in das Leben und die Organisation der Pflanzen eingreift. —

Die Transpiration der Pflanzen ist in den trockenen, wüstenartigen Gegenden Ceylons in zwei Beziehungen erheblich größer als in den feuchten: erstens sind die Werte in den einzelnen Stunden größer und zweitens setzt die Verdunstung überhaupt viel früher ein und hört später auf. Man kann sagen, daß während der Dauer des trockenen Monsuns die Pflanzen schon gegen 7 Uhr morgens kräftig zu verdunsten anfangen und erst gegen 5 bis 6 Uhr nachmittags allmählich damit wieder aufhören. In der Nacht ist die Luft ruhig, und die Blätter hängen beinahe unbewegt an den Bäumen. Den ganzen Tag ist heller Sonnenschein; doch zeigen sich gegen Mittag regelmäßig einige Wolken, die die Sonne leicht bedecken, die aber nach einigen Stunden wieder verschwinden. Gegen 2 Uhr nachmittags setzt ein schwacher Wind ein, der langsam bis zu einer kleinen Brise zunimmt; nachmittags ist alles ruhig. So verlaufen ungefähr alle Tage in dieser Zeit, die ja mehrere Monate andauert; aber wie beinahe überall in den Tropen kommen selbst während der trockensten Perioden gelegentlich Regenschauer vor, welche die Vegetation erfrischen. Aus den meteorologischen Tabellen, die auf Seite 12 Jaffna mitgeteilt sind, geht hervor, daß besonders in den Mittagsstunden die Luft recht trocken ist; während dieser Zeit transpirieren die Pflanzen erheblich mehr als z. B. in Peradeniya. Meine Versuche wurden nicht über einen längeren Zeitraum ausgedehnt, gestatten aber doch den Schluß, daß eine Tabakspflanze in Jaffna im Laufe eines Tages weit über ein halbmal mehr transpiriert als in dem feuchtwarmen Klima. Die vergleichenden Untersuchungen beziehen sich auf normale Sonnentage in der trockenen Zeit (vergl. Nicotiana tabacum Peradeniya). In der Mittagsstunde sind ja die Zahlen ungefähr gleich, aber große Unterschiede zeigen sich in den Morgen- und Nachmittagsstunden.

Es wird uns hierdurch unschwer verständlich, warum die Vegetation im Norden und in den zentralen Teilen der Insel so durchaus verschieden ist, und warum sie in den feuchtwarmen Gegenden Ceylons eine weit größere Übereinstimmung mit gewissen ähnlichen Teilen von Java hat als mit Nord-Ceylon.

Unter anderem experimentierte ich in Jaffna auch mit Phönix pusillus und Thespesia populnea. Die Bäume bildeten an vielen Stellen die einzige Vegetation in dem heißen, humuslosen Sande; obgleich sie nebeneinander wuchsen, verhielten sie sich durchaus verschieden. Während Phönix pusillus sehr wenig transpiriert, ist dies bei Thespesia populnea in hohem Grade der Fall. Die Anatomie der Blätter beider Gewächse (vergl. die hierauf bezüglichen Angaben Seite 15) macht uns dies wohl durchaus erklärlich; denn das eine Blatt ist xerophytisch gebaut, während das andere keine besonderen Anpassungen gegen zu starke Transpiration zeigt. Aber hierdurch wird uns nicht erklärlich, daß diese so verschieden — ich möchte beinahe sagen nach verschiedenen Richtungen hin extrem — gebauten Pflanzen nebeneinander wachsen können; sie müssen beide schon nach dem anatomischen Bau ganz verschiedene Ansprüche in bezug auf die Wasserzufuhr stellen. Thespesia populnea hat nämlich ganz besonders tiefgehende Wurzeln, und hierdurch scheint eine jede andere Anpassung gegen zu starke Verdunstung überflüssig zu werden.

Wenn es auch keinem Zweifel unterliegt, daß dieselbe Pflanze in Nord-Ceylon vielmehr transpiriert als z. B. in Peradeniya, so verdunsten die Gewächse im allgemeinen in den trockenen Gegenden doch sicher weniger als in den feuchtwarmen. Ich verweise auf meine Tabellen über Opuntia Dillenii, Sansevieria Aloe vera v. littoralis, Vanilla Walkeriae usw. Alle diese Arten, die zu den Charakterpflanzen des Nordens gehören, transpirieren ja ganz auffallend wenig, da sie die ausgeprägtesten Schutzmittel

gegen zu starke Verdunstung besitzen, wie eingesenkte Spaltöffnungen, verdickte Kutikula der Blätter, Schleimzellen, tiefgehende Wurzeln usw.

Die Verdunstungsverhältnisse in den Mangroven interessierten mich besonders, da ich vermutete, daß diese vollständig abweichend von den sonstigen sein würden. In den Mangroven bei Negombo stellte ich eine größere Zahl von Messungen an. Die Luft ist im Inneren der Wälder viel feuchter als außerhalb, und folglich auch die Verdunstung der Pflanzen verschieden je nach dem Standort.

Ich stellte übrigens auch einige Versuche mit den Tabakpflanzen an, teils in den Mangroven und teils außerhalb des Bereiches derselben. Die Pflanzen, die im Innern der Wälder wachsen, haben auch wegen der geringen Transpiration viel weniger ausgeprägte Schutzmittel gegen eine ausgiebige Verdunstung. Wie ich im nächsten Abschnitt darlegen werde, besitzen alle Mangrovepflanzen ohne Ausnahme ein Wassergewebe; dies ist aber bei den Pflanzen, die im Innern wachsen, viel weniger ausgebildet. In den feuchtesten Gegenden Ceylons ist die Transpiration selbstredend nur gering; ich versuchte bei Hatton (jährliche Regenmenge 3,60 m, auf 261 Tage verteilt) viermal, Messungen anzustellen, wurde aber immer durch Regenwetter daran verhindert. Sehr lehrreich waren einige Versuche in Nuwara-Eliya. In der Regel ist die Transpiration dort ziemlich gering aber plötzlich treten Tage ein, an welchen die Verdunstung überaus kräftig ist. —

Wenn wir nun die Resultate kurz zusammenfassen, finden wir, daß die täglichen Maximalwerte der Transpiration überaus verschieden an den verschiedenen Orten Ceylons sind. In allen Gegenden treten besonders in der trockenen Zeit einzelne Perioden ein, an welchen die Transpiration äußerst lebhaft ist; in der Regel dauern diese nur ein bis zwei Tage. Die austrocknende Wirkung auf die Vegetation wird dadurch vergrößert,

daß sie in einer Zeit eintreten, wo der Boden so wie so unter dem Mangel an Feuchtigkeit leidet.

Zur Erklärung der Bedeutung des Wassergewebes war es mir von Wichtigkeit, zu ermitteln, wodurch sich die Transpiration der Pflanzen in den Tropen und in Mittel-Europa voneinander unterscheidet.

In den feuchtwarmen Tropengegenden transpirieren die Pflanzen durchgehend nur 4 bis 5 Stunden, aber dann um so intensiver. An wolkenlosen Tagen ist die Gesamttranspiration in 24 Stunden bei denselben Pflanzen in Europa und in den Tropen bei ersteren allerdings unzweifelhaft größer; in den Mittagsstunden dagegen in den Tropen weit größer als in Europa; ich schließe hier aus meinen Versuchen mit Canna indica und Nicotiana tabacum. Aber auch die Haberlandtschen Experimente erlauben diesen Schluß, und er hat gewiß das Richtige getroffen, wenn er meint[1]), daß bei unseren einheimischen und eingebürgerten Kräutern und Holzgewächsen bei Ausschluß direkter Besonnung die Transpiration selten weniger als 2 und 5 g pro Tag und 100 qcm beträgt; sie schwanke gewöhnlich zwischen 2 und 5, erreiche aber nicht selten auch 6 bis 7 g und darüber. In den feuchtwarmen Tropengegenden werden wir verschiedene Gewächse finden, die pro 100 qcm in einem Tage nur 2 g transpirieren. In der Zeit vom 13. Februar morgens bis 15. Februar morgens transpirierte z. B. Alstonia scholaris nicht 1 g pro Tag und 100 qcm, obgleich die Versuchstage wundervoll waren; kein Wölkchen bedeckte den Himmel, und die blendende Sonne schien den ganzen Tag mit voller Kraft (vergl. Tabelle); andererseits transpirierte Canna, die ja ein feuchtes Substrat liebt, in 24 Stunden über 20 g pro 100 qcm (vergl. die Tabelle am 18. Januar). Cereus triangularis[2]) verdunstete an einem sonnigen Tage von 8 Uhr morgens bis

[1]) Pringsheims Jahrbücher, l. c. Bd. XXXI, S. 274.
[2]) Holtermann, l. c. S. 15.

6 Uhr nachmittags sogar nur 0,01 g pro 100 qcm. Schon diese Beispiele, die der Leser selbst leicht aus meinen Messungen vervollständigen könnte, zeigen, wie sehr die Transpirationswerte variieren je nach der anatomischen Struktur der Blätter oder des Stammes. Alstonia hat eingesenkte Spaltöffnungen; bei Cereus sind sogar die Blätter nicht einmal ausgebildet, sondern die tiefliegenden Spaltöffnungen befinden sich auf dem Stengel, der mit einer dicken Kutikula versehen ist; bei Canna liegen sie dagegen an der Oberfläche. Daß die erstere und letztere Wassergewebe besitzen, wird dagegen nichts zur Herabsetzung der Verdunstung beitragen; es funktioniert nur als Sicherheitsventil.

Die Frage, ob die Pflanzen in den Tropen mehr verdunsten als bei uns, ist also nach den einzelnen Fällen zu entscheiden. Wir finden in den feuchtwarmen Gegenden Pflanzen, die viel mehr, und wieder andere, die viel weniger verdunsten als irgend eine mitteleuropäische Pflanze.

Wollen wir hierüber etwas Genaueres wissen, dann müssen wir mit derselben Art hier und in Europa Vergleiche anstellen. Giltay hat in Buitenzorg und in Wageningen in Holland vergleichende Untersuchungen mit Helianthus annuus vorgenommen; bei den Versuchen, auf welche ich mich hier beziehe, standen die Töpfe frei und unbeschattet.

Für Buitenzorg macht Giltay[1]) u. a. folgende Angaben:

Datum	Periode	Verdunstung während der Periode umgerechnet pro Stunde auf den qdm Blattoberfläche g
10. September	11—12	4,5
11. „	$12^1/_2$—$12^3/_4$	5,0
19. „	11,20—11,50	4,3

[1]) Pringsheims Jahrbücher, l. c. Bd. XXX, S. 629.

Von Giltays Untersuchungen[1]) in Wageningen mit derselben Helianthussorte teile ich einige Daten mit, die die größten von ihm angegebenen Transpirationen wiedergeben.

Datum	Stunde	Verdunstung pro Stunde und qdm in der angegebenen Periode
7. Juni	0,40 p. m.	2,0
7. „	4,20 p. m.	
9. „	7,55 a. m.	2,5
9. „	0,13 p. m.	
14. „	0,10 p. m.	3,00
14. „	4,25 p. m.	

Für meine Frage haben die übrigen Angaben von Giltay und Haberlandt nur wenig Interesse; für mich gilt es, in erster Linie darauf hinzuweisen, daß dieselben Pflanzen zu gewissen Tageszeiten viel größere Transpirationswerte in den Tropen als in Europa erreichen. Obwohl Giltay andere Aufgaben verfolgte, so kann ich doch die oben nach ihm zitierten Tabellen verwenden; denn sie zeigen uns, daß die größten Werte, die er in Buitenzorg erreicht, 5 g und in Wageningen 3 g waren.

Ich habe selber sowohl in Ceylon wie hier in Berlin mit Nicotiana tabacum und Canna indica Versuche angestellt. Aus diesen geht schon hervor, daß wir oft in den Tropen Transpirationswerte ermitteln, wie sie selbst am heißesten Tage hier nicht vorkommen, nur dauert eine solche intensive Verdunstung in den feuchtwarmen Tropengegenden bloß wenige Stunden, in trockenen allerdings bedeutend länger. Welchen Einfluß diese Unterschiede auf die Ausbildung des pflanzlichen Gewebes haben, versuche ich im nächsten Abschnitte zu zeigen.

[1]) Pringsheims Jahrbücher, l. c. Bd. XXX, S. 636.

Es würde allzuweit führen, hier meine Transpirationsversuche in Berlin wiederzugeben; als Beispiele zitiere ich deshalb nur einige Tabellen, die mir besonders charakteristisch erscheinen.

Datum	Stunde	Verdunstung in g ausgedrückt pro Stunde und 100 qcm zwischen je zwei aufeinander folgenden Zeitangaben		Relative Feuchtigkeit	Lufttemperatur in C°	Beobachtungsstunden der beiden letzteren Kolonnen	
		Canna indica.					
1. Aug. 04	11,10 a. m.	1,6		80	28	11,10 a. m.	Sonnenschein
1. „ 04	12,10 p. m.	2,00		60	29	12,10 p. m.	„
1. „ 04	1,10 p. m.	1,75		62	29	1,10 p. m.	„
1. „ 04	2,10 p. m.	1,67		65	30	2,10 p. m.	„
1. „ 04	3,10 p. m.			70	29	3,10 p. m.	„
5. „ 05	12,58 a. m.	1,07		76	25	12,00	Bewölkt
5. „ 05	1 p. m.	0,97		82	24,3	1 p. m.	„
5. „ 05	2 p. m.	0,40		75	24,2	2 p. m.	„
5. „ 05	3 p. m.			95	24,0	3 p. m.	„
		Nicotiana tabacum.					
		a.	b.				
5. Aug. 05	11,58 a. m.	2,92	2,12	76	25	12,00	Bewölkt
5. „ 05	1 p. m.	1,01	1,04	82	24,3	1 p. m.	„
5. „ 05	2 p. m.	0,51	0,50	75	24,2	2 p. m.	„
5. „ 05	3 p. m.			95	24,0	3 p. m.	„
28. Juli 06	9,55 a. m.	1,99	2,17	80	25	9 a. m.	Sonnenschein
28. „ 06	11,06 a. m.	2,12	2,51	75	27	11,06 a. m.	„
28. „ 06	12,6 p. m.	2,68	3,09	70	29	12,06 p. m.	„
28. „ 06	1,6 p. m.			67	30	1,06 p. m.	„
28. „ 06	1,25 p. m.	2,42	2,93	65	32	1,25 p. m.	„
28. „ 06	3,35 p. m.	1,57	1,97	65	33	3,35 p. m.	„
28. „ 06	4,55 p. m.			70	29,2	4,55 p. m.	„

In der feuchten Monsunzeit war es mir kaum möglich, Transpirationsmessungen anzustellen; denn unausgesetzt wurde ich von Regentagen gestört, und die Luft war so feucht, daß ich in mehreren Tagen nur eine ganz geringe Verdunstung beobachten konnte. In der Zeit vom 5. bis 7. Dezember stellte ich Wägungen mit Durio zibethinus, Ficus elastica, Coffea arabica und Theobroma Cacao an. In 48 Stunden verdunstete keine dieser Pflanzen 0,1 pro 100 qcm. Später machte ich noch einige

Versuche mit anderen Pflanzen; die Transpirationsgröße war aber auch hier an Regentagen, obgleich die Pflanzen dem Regen nicht ausgesetzt wurden, wegen der Luftfeuchtigkeit so gering, daß ich überhaupt alle Versuche einstellte, bis die Regenzeit vorüber war. Wie gewöhnlich traten auch diesmal, bevor die Regenzeit definitiv aufhörte, einige sonnige Tage ein. So war z. B. am Morgen des 10. Dezember, nachdem es die ganze Nacht stark geregnet, der Himmel zwar noch völlig bewölkt; aber bald klärte es sich auf, und der Tag war sonnig genug, um zu Beobachtungen benutzt werden zu können; dann allerdings folgte wieder wochenlang anhaltender Regen und nur an einzelnen schönen Vormittags- oder Nachmittagsstunden oder während sternheller Nächte konnte gearbeitet werden. Erst anfangs Januar war sicher auf eine günstige Zeit zu rechnen.

Die soeben erwähnten regenlosen Tage benutzte ich zu Versuchen mit Nicotiana tabacum. Daß meine Versuchspflanzen in der Regenzeit mehrere Tage nacheinander gar keine Transpiration zeigten, war für mich als Schüler Schwendeners übrigens durchaus nicht überraschend; denn schon seit mehr als einem Menschenalter hat Schwendener in seinen Vorlesungen und sonst darauf hingewiesen, daß die Transpiration wohl ein physikalisch notwendiger Prozeß, der physiologische Folgen hervorruft, nicht aber selbst eine unentbehrliche physiologische Funktion ist.

Verschiedene von Schwendeners Schülern, wie Haberlandt, Westermaier u. a., haben auch die Ansicht unseres Meisters vertreten, aber wie eine Seeschlange zieht sich durch die Lehrbücher noch der Satz von der Notwendigkeit des Transpirationsstroms zur Emporschaffung der Mineralsalze. Pfeffer[1]) allerdings stellt sich skeptisch und findet, daß entscheidende Versuche über diese Frage nicht vorliegen. Die Versuche von

[1]) Pfeffers Physiologie. Zweite Aufl., Bd. I, S. 217.

Schlösing, bei dem Tabakspflanzen unter einer feuchten Glasglocke, also bei stark gehemmter Transpiration sich weniger gut entwickelten als bei normalen Transpirationsbedingungen, findet auch Pfeffer durchaus nicht einwandsfrei.

Faktisch existieren jedenfalls eine große Anzahl von Pflanzen, die monatelang in dampfgesättigter Luft leben. In den großen Wäldern der feuchtwarmen „Centralprovince“ und Sabaragamuwas, einer Provinz auf Ceylon, ist die Luft an vielen Orten in der Regenzeit dampfgesättigt und der Boden immer naß; trotzdem entfaltet sich hier eine Vegetation von Sträuchern und Epiphyten, wie sie wohl reicher nirgends in der ganzen Welt vorkommt.

In den Mangrovesümpfen war in den Regenmonaten die Luftfeuchtigkeit immer 100, auch im Inneren der Wälder in der Umgebung von Nuwara Eliya war die Luft in dem Monate November wassergesättigt. In der „Centralprovince“ befindet sich eine lange Reihe von Bergen, die 6000 bis 8000 Fuß hoch sind; da sie in der Richtung von Nordwest nach Südost verlaufen, liegen sie senkrecht zu den beiden Monsunen. Der Einfluß dieser Lage auf den Regenfall ist ganz verschieden, besonders auffallend in den Sommermonaten, wenn der Südwest-Monsun herrscht. Die westlichen Abhänge der Bergkette sind vom Mai bis September unausgesetzt von einer Nebeldecke umgeben, während die östlichen zur selben Zeit in ständigem Sonnenschein ruhen. Gerade in diesen Gegenden, wo vom Tieflande bis zu den höchsten Berggipfeln alle Tage monatelang der ständige Regen höchstens nur durch Nebel abgelöst wird, finden wir die wundervollste tropische Vegetation. Von der Feuchtigkeit zeigt dort die erstaunlich reiche epiphytische Flora. Jeder Baum ist mit einer Unzahl von Moosen, Orchideen, Araceen und Farnen ausgestattet, die Zweige und Äste sind zu förmlichen Gärten geworden, und unzählige Arten von Schlinggewächsen winden sich zu den höchsten Wipfeln empor.

Nirgends habe ich einen so überwältigenden Eindruck der Tropenvegetation bekommen wie hier.

Aber gerade in der Regenzeit, wo die Transpiration entweder sehr gering oder oft längere Zeit gänzlich sistiert ist, wachsen und gedeihen die Pflanzen am besten.

Ich selber experimentierte auf den Rat von Mr. Willis mit Impatiens oppositifolia und I. Balsamina; sie befanden sich in einem Teil eines Treibhauses, wo die Luft immer dampfgesättigt war, und trotzdem wuchsen sie hier ebenso gut wie auf dem freien Lande.

Daß die Verdunstung nur ein notwendiges Übel ist, können wir jedoch nicht bei allen Pflanzen behaupten. Besonders unter den Xerophyten finden wir verschiedene Vertreter, die augenscheinlich der Transpiration nicht entbehren können; wenn sie nach einem regenreichen Klima übergeführt oder in den feuchten Treibhäusern angepflanzt werden, gehen sie bald zugrunde. Es ist dies auffallend, da sie — wie meine Untersuchungen zeigen — wenig transpirieren. Es wurden mir in Peradeniya verschiedene Beispiele erwähnt, die zeigten, daß Xerophyten im Garten sehr gut gediehen, aber zugrunde gingen, sobald sie ins feuchte Treibhaus gestellt wurden. Andererseits finden sich bekanntlich unter den Kakteen viele Arten, die unter ähnlichen Bedingungen recht gut gedeihen.

Sehr interessante Angaben über die Wasserabgabe in dunstgesättigten Räumen finden sich in dem bekannten Buche von Burgerstein „Transpiration der Pflanzen" S. 121, 243 u. f., wenn auch vieles, was er dort sagt, wie z. B. seine Behauptung, daß die Transpiration ein Prozeß von physiologischer Bedeutung sei, durchaus nicht in seinem Sinne immer mit meiner Auffassung übereinstimmt und sich mit meinen Versuchen auch nicht in Einklang bringen läßt.

Tropische Vegetationszonen.

Wir haben in dem vorhergehenden Abschnitt gesehen, daß die Transpirationswerte der Pflanzen überaus verschieden sein können. Bei Nicotiana tabacum, Colocasia antiquorum usw. sind sie unter gleichen äußeren Verhältnissen bis 50 mal größer als z. B. bei Cereus triangularis, Opuntia Dillenii und anderen xerophytisch gebauten Pflanzen. Auch variiert die Verdunstung sehr je nach den klimatischen Verhältnissen; dieselbe Pflanze zeigt deshalb ganz andere Werte, je nachdem sie am salzhaltigen Meeresstrande oder im gewöhnlichen Boden, in dem Tief- oder auf dem Hochlande gedeiht. Es ist nun eine biologische Notwendigkeit, daß bei den Pflanzen, deren Wasserversorgung mit Schwierigkeiten verbunden ist, Schutzmittel gegen Austrocknen in geringerem oder höherem Maße ausgebildet werden müssen. In dem letzten Abschnitt dieses Buches werden wir sehen, wie dieselbe Pflanze in verschiedener Weise, aber immer zweckmäßig auf solche äußeren Faktoren reagiert, daß sie die Fähigkeit besitzt, unter neuen Lebensbedingungen nützliche Veränderungen einzuleiten.

Vorläufig werde ich nachweisen, daß die verschiedenen Pflanzengenossenschaften in anatomischer

Beziehung sich durchaus verschieden verhalten. Je nach dem Klima differiert die Ausbildung des Gewebes und überall ist die innere Gestaltung in vollkommenster Übereinstimmung mit den äußeren Lebensfaktoren.

Nirgends tritt so wie in den Tropen diese unerklärliche Harmonie der Pflanzenwelt zutage; denn was wir in einem gemäßigten Klima nur schwach angedeutet finden, gelangt dort durch die extremen klimatischen Bedingungen zu weit augenfälligerem Ausdruck.

Wir wollen nunmehr die verschiedenen Vegetationszonen im einzelnen betrachten und beginnen mit dem feuchten Tieflande.

I. Das feuchte Tiefland

nimmt ungefähr ein Fünftel des gesamten Florengebietes von Ceylon ein. Trimen[1]) bezeichnet hiermit die „Westprovince", den größeren Teil von der „Centralprovince", und einen kleinen Teil von „Uva" und der „Northwesternprovince". Er unterscheidet in dem feuchten Tieflande wieder zwischen einem niedrigeren (bis 1000 Fuß) und einem höheren (bis 3000 Fuß). Die jährliche Regenmenge variiert von 1,70 bis 4,60 m. Sie verteilt sich über das ganze Jahr; sehr regnerisch sind Mai und Juni, eine kurze Trockenperiode fällt in der Regel in die Monate Januar, Februar, August und September.

Das allgemeine Bild der Pflanzenformationen wird nur in den seltensten Fällen in der abstrakten Form gefunden, wie wir es darstellen, um das Bezeichnende hervorzuheben und um eine Übersicht über die einzelnen Formen zu ermöglichen. In den Tropen finden sich viele Arten, die wohl in gewissen Gebieten vorzuherrschen pflegen und sich mit Vorliebe miteinander vermengen; aber die Flora ist in der Regel zu wenig abge-

1) H. Trimen, Handbook of the Flora of Ceylon.

grenzt, um die einzelnen Pflanzengenossenschaften scharf präzisieren zu können. In dieser Beziehung macht jedoch die Mangrovevegetation eine Ausnahme.

a) Die Flora der Mangroven

ist sowohl in bezug auf die Bestandteile als auch auf den Standort scharf abgegrenzt. Schon in ihrem äußeren Habitus zeigen die Hauptvertreter ein höchst eigentümliches und sonst in der Pflanzenwelt nicht häufiges Aussehen. Die Mangrovepflanzen sind ja oft genug beschrieben; ich erinnere nur an die Arbeiten von Goebel, Schimper, Georg Karsten usw. Diese Vegetation liebt Standorte, die allmählich in den Boden des Meeres übergehen und wo Ebbe und Flut langsam miteinander abwechseln; besonders finden wir sie in der Nähe großer Flußmündungen, wo die Brandung nicht stören kann, und in Meeresbuchten, wo das Wasser nicht sehr salzhaltig ist. Der äußere Rand der Wälder wurzelt in einem stinkenden Schlammboden. Zur Flutzeit stecken sie tief im Meerwasser, so daß oft nur die tiefdunkelgrünen Laubkronen zu sehen sind. Sie bilden einen Wald von 10 bis 25 Fuß hohen Bäumen mit lederartigen, glänzenden Blättern. Auf Ceylon, wo ich, wie früher auf Java, Borneo und Singapur, an vielen Orten die Mangrovevegetation studiert habe, besteht der äußere Rand besonders aus Rhizophora mucronata und conjugata, Ceriops Candolleana, Bruguiera gymnorhiza und caryophylloides, Sonneratia acida, Avicennia officinalis, Aegiceras majus, Lumnitzera racemosa, Carapa moluccensis. Der innere Teil, in dem das Wasser noch schwach salzhaltig ist, schließt in der Regel mit der bekannten Palme Nipa fruticans und Acanthus ilicifolius ab. Hiermit sind die konstituierenden Elemente der Vegetation erschöpft.

Trotzdem nun diese Arten den verschiedensten Familien angehören (Rhizophoraceen, Lythraceen, Verbenaceen, Myrsineen, Acanthaceen, Palmen), zeigen sie doch alle — ohne Ausnahme —

in bezug auf das Wassergewebe eine vollständige Übereinstimmung. Bei den meisten befinden sich unter der Epidermis eine oder mehrere Reihen von farblosen Zellen mit etwas schleimigerem Inhalt; andere Arten haben auch auf der unteren Seite der Blätter eine zweischichtige Epidermis. Nur bei Lumnitzera racemosa und der gleichfalls in den Mangroven auf Ceylon, aber seltener vorkommenden L. coccinea liegt das Wassergewebe in der Mitte des Blattes; auch bei den in den Mangrovesümpfen Amerikas und West-Afrikas einheimischen Laguncularia racemosa kommt es nur in dieser Form vor[1]). Diese letzteren gehören zu der Familie der Combretaceen; meines Wissens besitzt sonst keine andere Art dieser Familie ein Wassergewebe. Es unterliegt gar keinem Zweifel, daß die Anlage des Wassergewebes besonders in den Mangroven mit den äußeren klimatischen und Nahrungseinflüssen in enger Verbindung steht; meine Kulturversuche haben dies zur Genüge gezeigt.

Seit der Veröffentlichung der indomalayischen Strandflora durch Schimper ist von dem xerophytischen Charakter der Strandpflanzen viel gesprochen worden. Ich möchte schon im voraus sagen, daß die Sache von den meisten Autoren übertrieben ist.

Das Wassergewebe hat — im Gegensatz zu den xerophytischen Merkmalen — nicht die Aufgabe, die Transpiration herabzumindern, sondern ein Austrocknen durch Abgabe von Wasser an die assimilierenden Zellen zu verhindern. In der nassen Jahreszeit, wo der Regen oft tagelang ohne größere Unterbrechungen herabströmt, hat das Wassergewebe gewiß keine Bedeutung im Haushalt der Mangrovepflanzen. Seine Haupttätigkeit fällt in die Zeit der trockenen Witterung. Nach meinen Messungen an verschiedenen Orten dieser Sumpfwälder in Ceylon bleibt die

1) Vergl. Holtermann, Beiträge zur Anatomie der Combretaceen S. 21. Dissertation, Bonn 1893.

Verdunstung selbst an sonnenklaren Tagen bis gegen 10 Uhr vormittags immer gering; durchgehends findet eine intensive Steigerung nur einige Stunden in der Mittagszeit statt. Meine Versuche mit Nicotiana tabacum in den Mangrovesümpfen in Negombo zeigen, daß die Transpiration überaus lebhaft sein kann. In der Nacht fällt ein reichlicher Tau auf alle Gräser und Sträucher, und die Feuchtigkeit verdichtet sich oft zu einem Nebel. Die aufsteigende Sonne löst Tau und Nebel wieder auf, so daß die Luft in der Regel um 10 Uhr klar erscheint. Im Innern der Mangrovewälder herrscht den ganzen Vormittag große Feuchtigkeit; ich stellte besonders Messungen mit Nicotiana tabacum an.

Von ausgeprägteren Schutzmitteln gegen zu starke Transpiration kommen bei den Mangrovepflanzen eigentlich nur das Wassergewebe und die Speichertracheiden vor; bei einzelnen Arten sind die Spaltöffnungen wohl etwas eingesenkt und die Kutikula etwas verdickt, aber lange nicht in dem Maße, wie man nach vielen Angaben erwarten sollte. Ich werde nachstehend die Blattstruktur der bekanntesten Mangrovegewächse näher beschreiben. Auf die einzelnen Angaben Schimpers werde ich nicht eingehen: ein Vergleich mit seinen Beschreibungen Schimper, indomalayische Strandflora. S. 14), wird schon zur Genüge die Differenzen hervorheben. Weiter verweise ich auf meine Zeichnungen; ich kann nicht wie Schimper sagen, daß sämtliche anatomische Bilder der Mangrovepflanzen einer entschieden xerophilen Flora entnommen zu sein scheinen; ich finde überall nur Anpassungen gegen eine vorübergehende kräftige Verdunstung.

Rhizophora conjugata. Bilateral. An der Oberseite des Blattes ein 3 bis 4 schichtiges Wassergewebe von polyedrischen Zellen. Zwischen den Palisaden befinden sich auch einzelne farblose Zellen von länglicher Form, die mit dem Wassergewebe in Verbindung stehen. Die Kutikula ist etwas verdickt; die

Spaltöffnungen sind schwach eingesenkt und liegen nur an der Unterseite; die Kutikularleisten sind wohl recht stark, aber trotzdem haben die Spaltöffnungen keinen xerophytischen Charakter. Die Nervenenden sind von Speichertracheiden umgeben. An der Oberseite habe ich keine Hydathoden gefunden, dagegen befindet sich auf der Unterseite Epithem, das man schon mit unbewaffnetem Auge als kleine, schwarze Flecke erkennt. Auch Jacquin und Wanning erwähnen diese; sie bestehen aus kleinen Zellengruppen, die mit einem bräunlichen Sekret gefüllt sind. Nach einiger Zeit werden die Zellen durch Wundkork vom übrigen Gewebe abgetrennt, so daß ihre Funktion nicht lange andauert. Auf die Kulturversuche, die ich in Peradeniya mit Rhizophora mucronata anstellte, werde ich später zurückkommen. Vorläufig sei nur bemerkt, daß dort die eben beschriebenen Bildungen nicht zum Vorschein kamen. Rhizophora conjugata weicht in der Anatomie nicht wesentlich von Rhizophora mucronata ab, nur ist das Wassergewebe erheblich kleiner. Es ist dies auffallend, da die beiden Arten oft in der Mangrove nebeneinander leben. — Sie wachsen auf den Korallenriffen bisweilen vollständig im Meereswasser, und erst später bilden sich durch die Ansammlung von Schlamm und organischen Bestandteilen, welche von den Zweigen festgehalten werden, die ersten Anfänge einer Mangrove.

Bruguiera gymnorhiza und caryophylloides. Bilateral. Unter der Epidermis der Oberseite ein kleinzelliges, einschichtiges Wassergewebe. Die Kutikula ist bei der ersteren allerdings etwas verdickt, doch nicht so, daß ich, wie Schimper, dies besonders betonen möchte. Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt. Speichertracheiden vorhanden. Hydathoden oder besondere wasserausscheidende Organe habe ich nicht finden können; dagegen wird von den umliegenden Zellen in der Atemhöhle der Spaltöffnungen augenscheinlich Chlornatrium ausgeschieden. Es entstehen bei diesem Prozeß gewisse Verletzungen; in dem

späteren Alter wird deshalb das ganze Gewebe, das die Atemhöhle umgibt, durch eine Schicht von Wundkork von den übrigen Zellen abgegrenzt.

Lumnitzera coccinea und racemosa. Beide haben isolaterale Blätter: die Mitte derselben wird von einem großen Wassergewebe eingenommen, dessen polyedrische Zellen mit dünnen Radialwänden versehen sind. Die Epidermis ist kleinzellig, mit einer schwach verdickten Kutikula. Speichertracheiden vorhanden. Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt und kommen auf beiden Blattseiten vor. Das Palisadenparenchym ist beinahe lückenlos. Am Blattrande findet sich eine reichliche Ausscheidung von Salz an den zahlreichen kleinen Einbuchtungen, während die Spitze des Blattes tief ausgerandet ist. In den hierdurch entstandenen Einbuchtungen finden sich überall Reste eines zerstörten Epithems. Die Epidermis ist in der Regel über demselben erhalten geblieben und bedeckt eine Höhlung, die mehr oder weniger von Geweberesten ausgefüllt ist. Bei Lagunclaria racemosa werden wir eine ähnliche Bildung vorfinden; während jedoch dort das zerstörte Epithem durch eine Korkschicht von dem übrigen Gewebe abgegrenzt wird, setzt sich im vorliegenden Falle die Zerstörung ununterbrochen fort. An der Spitze greift diese sogar schließlich auf die angrenzende Epidermis und die Palisadenzellen über. Man findet oft Öffnungen, die 1 bis 2 mm lang sind. Nähere Angaben finden sich in meiner Dissertation[1]).

Aegiceras majus. Struktur bilateral. Epidermis beiderseits kleinzellig, mit etwas verdickter Kutikula, schwach eingesenkten Spaltöffnungen und Hydathoden (siehe Tafel XIV, Figur 75). Das Wassergewebe ist oberseits 2 bis 3 schichtig, unterseits einschichtig. Speichertracheiden vorhanden. Mesophyll ohne weite Zwischenräume. Die Sklerenchymscheiden um die Gefäßbündel

[1]) Holtermann, l. c. S. 20.

sind in keiner Weise von besonderer Mächtigkeit. Gefäßbündelenden mit Speichertracheiden.

Acanthus ilicifolius. Struktur bilateral. Epidermis mit dünner Kutikula, an der Oberseite 2 bis 3schichtig, an der Unterseite wird dagegen ein Wassergewebe nicht ausgebildet. Spaltöffnungen nicht eingesenkt. Dieser kleine Strauch ist in den Mangrovewäldern überaus verbreitet; er scheint Schatten zu lieben. Speichertracheiden fehlen. Ich experimentierte in Peradenya wiederholt mit ihm, weil er auch auf nicht salzhaltigem Boden leicht kultiviert werden kann.

Scyphiphora hydrophylacea. Struktur bilateral. Epidermis beiderseits kleinzellig; die Kutikula weder an der Ober- noch Unterseite verdickt. Wassergewebe nur oberseits, subepidermal. Spaltöffnungen nicht eingesenkt, sondern sogar oft etwas erhöht. Kommt auf Ceylon nur in den wärmsten Gegenden des Nordens vor (z. B. bei Jaffna).

Avicennia officinalis. Bilateral. Unter der kleinzelligen Epidermis der Oberseite liegt ein mächtiges, bis 5 Schichten dickes Wassergewebe, die Palisaden sind beinahe lückenlos miteinander verbunden, auch das Schwammparenchym zeigt nur wenige Interzellularräume. Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt, sondern sogar etwas vorgeschoben; sie liegen, von einem dichten Haarfilz umgeben, ganz geschützt. Nervenenden mit Speichertracheiden versehen. An der Oberseite kommen Hydathoden vor; diese befinden sich am Grunde seichter Grübchen, die ins Wassergewebe eingesenkt sind. Wie schon aus der Zeichnung hervorgeht, bestehen sie aus einem Köpfchen mit einem Fußstück, die Außenwände der Köpfe sind dünn, die Zellen des Fußstückes sind klein und durch dünne Wände von dem angrenzenden Wassergewebe getrennt.

Laguncularia racemosa. Kommt allerdings, wie schon bemerkt, auf Ceylon nicht vor; da mir jedoch ein gutes Material von Schimper zur Verfügung steht, werde ich dieses nicht unbenutzt

lassen. Blätter isolateral, wenn auch die Palisaden auf der Unterseite schwächer als auf der Oberseite ausgebildet sind. Die Epidermis ist kleinzellig und hat eine dünne Kutikula. Die Mitte des Blattes wird von einem großen Wassergewebe eingenommen, dessen polyedrische Zellen, die im übrigen vereinzelte Chlorophyllkörner zeigen, dicht aneinander schließen. Die Spaltöffnungen, die an beiden Seiten vorkommen, sind nicht eingesenkt. Die Hydathoden, die in großer Menge besonders auf der Oberseite des Blattes liegen, habe ich seiner Zeit beschrieben[1]).

Auf der unteren Seite des Blattes finden sich einige Öffnungen, die dem unbewaffneten Auge als kleine braune Punkte von einem Durchmesser bis zu 1 mm erscheinen. Sie kommen am häufigsten in geringer Entfernung vom Blattrande vor und stets in der Nähe eines größeren Nervs. Die Öffnungen sind Reste von Epithemen, die dadurch, daß eine Korklage sie allmählich von dem übrigen Gewebe abtrennte, außer Funktion gesetzt worden sind. Längs dem Blattrande ist dieses Epithem weit häufiger, jedoch hier weit kleiner und hat Trichterform. Diese nur durch die Lage bedingte Variante ist im Prinzip von derselben Struktur wie die soeben beschriebenen[2]). —

Die Nervenden sind von zahlreichen, großen Speichertracheiden umgeben.

Ich habe Laguncularia racemosa in der freien Natur nicht gesehen; nach dem, was mir mitgeteilt ist, wächst sie mit Vorliebe an der dem Meere zuliegenden Seite.

Ceriops Candolleana: Struktur bilateral; Epidermis kleinzellig, die Außenwand mit dünner Kutikula, Spaltöffnungen etwas eingesenkt. Das Wassergewebe an der Oberseite 2 bis 3-schichtig, an der Unterseite einschichtig. Speichertracheiden vorhanden (?).

---

[1]) Holtermann, Beiträge zur Anatomie der Combretaceen. Dissertation, Bonn 1893 (gedruckt in Christiania Videnskabsselskabs Forhandlinger 1893) S. 26.

[2]) Vergl. Holtermann, l. c. 26—27.

Nipa fruticans. Gehört nicht zu den eigentlichen Mangrovegewächsen, da sie nur in schwach salzhaltigem Substrat wächst. Struktur bilateral, Epidermis kleinzellig mit verdickter Außenwand, Spaltöffnungen eingesenkt. Oberseits 2 bis 3schichtiges Wassergewebe, unterseits 1schichtiges. Die Gefäßbündel haben kräftige mechanische Beläge. In Peradeniya stellte ich mit Nipa fruticans verschiedene Kulturversuche an, worüber ich unter „Direkte Anpassung“ näheres mitteilen werde.

Ich habe nur die wichtigsten Mangrovegewächse erwähnt, die Anatomie der übrigen bietet dasselbe Bild. Daß Einrichtungen gegen zu starke Transpiration vorhanden sind, ist gar nicht zu leugnen; der Grad ihrer Ausbildung wird jedoch von Schimper überschätzt, wenn er die Struktur der Gewächse der Mangroven mit denen der Sahara und der Wüsten Australiens vergleicht; denn alle Anpassungserscheinungen der Mangrovepflanzen weisen nur auf Schutzmittel gegen eine vorübergehende starke Wasserabgabe. Ich kann also durchaus nicht unterschreiben, was Schimper angibt, daß wir in der Blattstruktur der Strandbäume alle Eigentümlichkeiten wiederfinden, welche sonst mit xerophiler Lebensweise verknüpft vorkommen. Die Außenwand der Epidermis ist z. B. bei den meisten Mangrovegewächsen nicht stärker kutikularisiert als bei verschiedenen anderen Bäumen, die an Flußufern in den Tropen wachsen.

Daß die Kutikula dagegen durchgehends bei den Mangrovepflanzen stärker ist als bei sonstigen Gewächsen, die im Wasser leben, ist unbestreitbar, aber wie schon oben angeführt, ist dies doch oft nicht sehr erheblich. Bei den wirklichen Xerophyten finden wir aber eine viel dickere Kutikula.

Was die Einsenkung der Spaltöffnungen betrifft, so ist sie bei den meisten Mangrovepflanzen überhaupt nicht vorhanden, ja in einzelnen Fällen (Scyphiphora) sind die Schließzellen sogar etwas vorgeschoben, während Schimper behauptet, daß die Spaltöffnungen meistens sehr eingesenkt liegen, wie bei Pflanzen

trockener Standorte. Um lange Widerlegungen zu vermeiden, verweise ich auf meine Zeichnungen. — Die Eigentümlichkeit der Mangrovepflanzen besteht bei verschiedenen Haupttypen nur in einer sehr kräftigen Ausbildung des Wassergewebes.

Nehmen wir z. B. Lumnitzera racemosa. Sie liebt die sehr feuchten Standorte, wo sie öfters von dem salzhaltigen Wasser umspült wird. Wie ich schon angegeben habe, besitzen die Blätter eine dünne Kutikula (ungefähr wie bei Tilia parviflora), die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt und kommen sogar auf beiden Seiten vor. Nur in der Mitte des Blattes liegt ein großes Wassergewebe.

Acanthus ilicifolius, Avicennia officinalis, Lumnitzera coccinea, Laguncularia racemosa u. a. verhalten sich in bezug auf die Spaltöffnungen und die Verdickung der Kutikula in ähnlicher Weise.

Es geht also mit Sicherheit daraus hervor, daß in verschiedenen Fällen die gewöhnlichen Anpassungen gegen zu starke Transpiration überhaupt nicht zum Ausdruck kommen, und in anderen sind sie nur schwach angedeutet; dagegen wird bei allen Mangrovepflanzen ein Wassergewebe ausgebildet, und Speichertracheiden fehlen nur selten. Nach Schimpers Theorie soll das Bedürfnis nach Schutzmitteln gegen zu starke Transpiration in erster Linie darin begründet sein, eine schädliche Anhäufung von Chloriden in den assimilierenden Zellen zu verhindern, weil konzentrierte Salzlösungen in den grünen Zellen die Assimilation schädlich beeinflussen, und weil noch stärker konzentrierte Lösungen den Tod der Organe herbeiführen.

Bekanntlich geben das Wassergewebe und die Speichertracheiden ihr Wasser an die assimilierenden Zellen ab, sobald hier Mangel an diesem eintritt; als Schutzmittel gegen zu stark konzentrierte Salzlösung in den grünen Zellen werden sie aber nicht dienen können, da wir annehmen dürfen,

daß der Zellsaft der sämtlichen Zellen des Blattgewebes dieselbe Konzentration in bezug auf Chlornatrium hat.

Mit logischer Notwendigkeit kommen wir nun zu dem Resultat, daß bei vielen Strandgewächsen entweder gar keine Anpassungen vorhanden sind, die als Schutzmittel gegen Salzanhäufungen aufgefaßt werden können, oder nur solche, die in sehr beschränktem Maße von Bedeutung sind. Wenn die Schimpersche Theorie stichhaltig wäre, müßten wir dieselben Anpassungen auch bei unseren Halophyten vorfinden; dies ist aber nicht der Fall. Schon die Untersuchungen von Contejean, Brick, Lesage und vor allem die klassische Arbeit von Warming über die Halophyten zeigen dies. Bei unseren einheimischen Halophyten ist die Kutikula in keinem Falle besonders stark. Ebenso kenne ich keine einheimische Salzpflanze mit eingesenkten Spaltöffnungen, dichter Haarbekleidung, Wachsbelag usw., kurzum, mit Schutzmitteln, die eine Herabsetzung der Transpiration bewirken können. Ich mache allerdings ausdrücklich darauf aufmerksam, daß ich hier von solchen Halophyten spreche, die am Rande des Meeres wachsen und oft von dessen Wellen umspült werden, wie z. B. Triglochin maritimum, Aster Tripolium, Plantago maritima, Cochlearia officinalis, Salicornia herbacea usw. Und trotzdem ist der Gehalt an Chlornatrium kaum geringer bei unseren Halophyten als bei den tropischen.

Man könnte nach dem oben Gesagten vielleicht vermuten, daß ich die eigentümliche anatomische Struktur, die die Mangrovepflanzen und unsere einheimischen Halophyten besitzen, gar nicht mit dem salzhaltigen Boden in Zusammenhang bringen möchte. Dem ist nicht so. Meine eigenen Kulturversuche mit verschiedenen Mangrovepflanzen, die Mr. Willis lange vor meiner Ankunft in Peradeniya auf meine Anregung hatte einpflanzen lassen, belehrten mich schon, welchen enormen Einfluß das salzhaltige Substrat auf die Ausbildung des Gewebes bei

den Mangrovepflanzen hat. Ich werde, wie schon früher angedeutet, in einem späteren Abschnitt über diese Versuche Mitteilung machen. Vorläufig sei nur bemerkt, bei den Exemplaren, die ohne Chlornatrium kultiviert wurden, erschien die Kutikularleisten dünn, die Spaltöffnungen in verschiedenen Fällen nicht eingesenkt. Schleimzellen, die in den Mangroven vorhanden waren, kamen nicht zum Vorschein und vor allem: das Wassergewebe wurde teils nicht ausgebildet, teils nur in viel geringerem Grade als auf dem natürlichen Standort.

Ich stellte auch verschiedene Transpirationsversuche mit Mangrovepflanzen an, die in natürlichem Substrat wuchsen, und mit solchen, die ohne Zusatz von Chlornatrium gezogen wurden. Es stellte sich heraus, daß die ersteren viel weniger verdunsteten als die letzteren, oft ungefähr im Verhältnis von 1:2. In meinen Tabellen S. 29—32 sind darüber verschiedene Angaben.

Wenn die Mangrovegewächse (wie z. B. Acanthus ilicifolius, Rhizophora mucronata, Nipa fruticans u. a.), die ohne Salz gezogen wurden, mit einer Salzlösung von 3% begossen wurden, trat nach kurzer Zeit, wenn die Pflanze in die Sonne gestellt wurde und somit stark transpirierte, eine Erschlaffung der Blätter und des ganzen Gewächses ein; diese Erschlaffung zeigte sich nicht, wenn die Pflanze im tiefen Schatten stand und überhaupt die Verdunstung nur gering war, wie z. B. in den feuchtwarmen Treibhäusern. Auch mit verschiedenen anderen Pflanzen wurden ähnliche Versuche angestellt, und es zeigte sich immer, daß, wenn sie schnell zu transpirieren gezwungen waren, bald eine Erschlaffung und ein Absterben eintrat, weil sie aus dem salzhaltigen Boden das Wasser nicht mit genügender Schnelligkeit aufnehmen konnten. Aus demselben Grunde traten auch bei den Blättern der Mangrovepflanzen, die in ihrem nassen, natürlichen Substrat eingetopft waren, deutliche Anzeichen des Welkens,

wenn sie längere Zeit in der Sonne standen; gegen Abend erholten sie sich, und am nächsten Morgen, nach dem reichlichen tropischen Tau, strotzten sie von Saftfülle. Ich untersuchte die Blätter mikroskopisch. In allen Fällen, wo eine Erschlaffung eingetreten war, zeigte das Wassergewebe ein deutliches Schrumpfen der radialen Wände. Bei den Pflanzen, die während der ganzen Zeit mit salzhaltigem Wasser begossen wurden, blieben die assimilierenden Zellen vollständig unverändert; bei den übrigen stark transpirierenden Pflanzen, denen nur kurze Zeit Chlornatrium zugesetzt worden war, zeigte sich das ganze Blattmesophyll mehr oder weniger eingeschrumpft.

Bei den oben erwähnten Versuchen muß zugegeben werden, daß nur die Resultate der Pflanzen, die immer in einem an Kochsalz reichen Substrat (3%) eingewurzelt waren, von größerer Bedeutung sind; denn unzweifelhaft wirkte das plötzliche Begießen der anderen Versuchspflanzen mit Chlornatriumlösung sehr ungünstig auf die Wurzeln und beeinflußte die Tätigkeit der Wurzelhaare. Schon die Pilzkulturen lehren uns, daß selbst ein neuer Zusatz von der ursprünglichen Nährlösung genügt, um die Kulturen zu verderben; es treten in den Zellen Strömungen ein, die sehr bald das Absterben verursachen; ja selbst ein Zusatz von destilliertem Wasser genügt in der Regel, um dies hervorzurufen. Es ist deshalb durchaus erklärlich, daß, wenn wir die eingetopften Mangrovepflanzen plötzlich mit süßem Wasser begießen, die Blätter derselben vollständig verwelken, ebenso wie bei den anderen Pflanzen, wenn ihnen Kochsalzlösung zugesetzt wird; in beiden Fällen werden die Wurzeln ungünstig beeinflußt.

Daß die Pflanzen nur mit großer Schwierigkeit das Wasser aus einem sehr salzhaltigen Substrat aufnehmen können, ist im übrigen schon längst bekannt. So wies Sachs darauf hin, daß durch Säuren die Transpiration verlangsamt wird;

später ergaben Burgersteins[1]) Untersuchungen, daß die Transpirationsstärke von der Natur und der Konzentration der Salzlösung abhängt, und daß sich die Transpiration mit Zunahme des Salzgehalts der Lösung steigert, bis sie bei einem bestimmten Prozentgehalt ein Maximum erreicht. Steigt der Salzgehalt der Lösung noch weiter, so nimmt die Transpiration wieder ab und diese Abnahme schreitet bei weiterer Zunahme der Flüssigkeitskonzentration sukzessiv fort; bei ihrem Beginn ist der Salzgehalt der Lösung in der Regel schon größer als ein Prozent.

Bereits in der ersten Auflage seiner Physiologie sagt Pfeffer, daß, so gut wie trockner Boden, konzentrierte Lösungen eine Depression der Transpiration bewirken, indem „eine zu hohe Konzentration einer Lösung in jedem Fall die Transpiration herabdrückt, weil durch dieselbe, so gut wie durch einen relativ wasserarmen Boden, die Wasserversorgung der Pflanze erschwert wird[2])." Schimper gibt wohl zu, daß es möglich sei, daß gewisse Pflanzen des Salzbodens deswegen der Schutzmittel gegen Transpiration bedürfen, weil sie Gefahr laufen, ihren Wasserverlust, wo derselbe groß ist, nicht hinreichend schnell genug ersetzen zu können, „aber", sagt er, „für die große Mehrzahl der Fälle ist nach unsern Versuchen eine Gefahr solcher Art ausgeschlossen, und ich habe in der Tat auch bei größter Hitze in der Mittagssonne am Äquator Symptome von Turgeszenzverlust nicht beobachtet, auch nicht bei den fleischigen Arten, wo solcher Verlust äußerlich leicht erkenntlich ist, während er z. B. bei Calophyllum" (C. inophyllum ist gemeint) „mit seinen außerordentlich festgebauten Blättern, ohne solche genauere Untersuchung, wie sie an Ort und Stelle unausführbar war, schwerer

[1]) Burgerstein, „Untersuchungen über Beziehungen der Nährstoffe zur Transpiration der Pflanzen" (Sitzungsberichte d. kaiserl. Akad. der Wissenschaften Wien. Tom. 73, 78 [1876, 1878]).

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, S. 151 (1876), vergl. 2. Aufl., I, S. 231.

nachzuweisen wäre. Auch kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die enormen Salzmengen, indem sie die Verdunstung verlangsamen, andererseits eine rasche Wasserzufuhr ermöglichen, die Ursache dieses Widerstandes sind. Das Bedürfnis nach Schutzmitteln gegen Transpiration muß, für die große Mehrzahl der Fälle wenigstens, anderswo gesucht werden: der Versuch zeigt bald, daß die Gefahr gerade in diesen Salzanhäufungen liegt[1]).“

Gerade bei den Mangrovegewächsen habe ich besonders auf Symptome von Turgeszenzverlust geachtet; mikroskopisch sind solche an heißen Tagen nach längerer Transpiration der Blätter (also in der Regel in den ersten Nachmittagsstunden) mit ganz unzweifelhafter Sicherheit zu beobachten. Ich habe im Negombo wiederholt konstatieren können — und zwar durch mikroskopische Untersuchungen in den Mangrovewäldern —, daß das Wassergewebe zu dem oben erwähnten Zeitpunkt eine ganz deutliche Kollabeszenz zeigt; dies war bei den Rhizophoraarten, Lumnitzera racemosa, Aegiceras majus, Avicennia officinalis und Acanthus ilicifolius der Fall. Zu den Untersuchungen verwendete ich Blätter, die den ganzen Vormittag von der Sonne beschienen waren; bei sämtlichen zeigten die Zellen des Wassergewebes die bekannten Zickzacklinien der Radialwände, während die assimilierenden Zellen unverändert geblieben waren.

Es unterliegt nach diesen nicht zu widerlegenden Beobachtungen keinem Zweifel, daß die Mangrovegewächse, obgleich sie eine halb aquatische Lebensweise führen, zu gewissen Zeiten mit einer unzureichenden Wasserzufuhr zu kämpfen haben, und daß Einrichtungen, die ein Vertrocknen des Blattes verhindern, unbedingt notwendig sind. Diese bieten nun das Wassergewebe und die Speichertracheiden.

[1]) Schimper, l. c. S. 25.

Allerdings muß ich zugeben, daß noch nicht ganz sicher festgestellt ist, worin die unzureichende Wasserzufuhr ihren Grund hat; denn die Möglichkeit liegt auch vor, daß bei den Mangrovegewächsen die Wasserbahnen überhaupt nicht ausreichen, um einen vorübergehenden größeren Bedarf zu decken; die Gefäße sind jedenfalls bei mehreren Arten recht eng und wenig zahlreich. Ich habe einige größere Stämme untersucht. Bei Lumnitzera racemosa wechselte die Weite der Gefäße zwischen 0,03—0,09, bei Rhizophora mucronata 0,03—0,07, bei Sonneratia acida 0,05—0,10 bei Laguncularia racemosa 0,01 und 0,07 mm.

Daß das Wassergewebe der Mangrovegewächse mit dem salzhaltigen Substrat in engster Beziehung steht, darauf deutet auch der Umstand, daß die zahlreichen Bäume Ceylons, die an Flußufern im süßen Wasser wurzeln, keine derartigen Anpassungen haben wie die Mangrovepflanzen; die Kutikula ist immer dünn, ein Wassergewebe fehlt usw.

Gegen die Theorie von Schimper macht Burgerstein[1]) eine Bemerkung, die nicht unberechtigt erscheint; er meint, die verminderte Transpiration könne zwar eine die Pflanze schädigende Anhäufung des Chlornatriums verzögern, allein — insbesondere gelte dies für die Gewächse mit mehrjährigen Blättern — nicht aufhalten. Die Mangrovepflanzen haben aber ein Mittel zum Ausscheiden des überflüssigen Chlornatriums; sie besitzen alle Hydathoden oder ein Epithem, wodurch die Gefahr der Salzanhäufungen, wie durch Regulatoren, verringert wird. Es wäre übrigens ein Irrtum, wenn man glaubte, die Pflanzen könnten unausgesetzt Chlornatrium aus dem Boden aufnehmen: es gibt ja einen Sättigungspunkt.

Ich verweise auf meine Zeichnungen der verschiedenen Epitheme und Drüsen (Taf. XIV, Fig. 75—78); sie haben alle eine auffallende Ähnlichkeit miteinander. Mikrochemisch

[1]) Material zu einer Monographie betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen, III, S. 24.

habe ich eigentlich nur die Hydathoden von Aegiceras majus untersucht. An sonnigen Tagen sieht man schon mit dem bloßen Auge die Salzausscheidungen an der Außenwand der Epidermis; sie erscheinen als kleine Häufchen, die durch Zusatz von einem Tropfen Thalliumsulfat — unter dem Mikroskop betrachtet — milchweiß werden und die charakteristischen Kristalle ausscheiden. Die Salzabsonderungen werden im Laufe der Nacht von Tautropfen weggespült. (Auch bei einigen unserer einheimischen Halophyten kommen ähnliche Hydathoden vor, z. B. bei Glaux maritima.)

Aus welchen Arten die indomalaiische Mangrove besteht, ergibt sich aus Schimpers Liste[1]). Von Areschoug sind neulich einige „Untersuchungen über den Blattbau der Mangrovepflanzen" veröffentlicht worden; es werden hier verschiedene Arten aufgeführt, die gar nicht zu den Mangrovegewächsen zu rechnen sind, und deren Anatomie deshalb in mehreren Beziehungen von dem Totalbild der echten Mangrovegewächse abweicht.

Zu diesen mit Unrecht als Mangrovegewächse angegebenen Pflanzen gehören: 1. Pemphis acidula, die sehr häufig auf den sandigen Seeküsten der Tropen vorkommt, aber nur zufällig und selten in den Mangroven auftritt und sicher nicht an jenen schlammigen Standorten zu finden ist. Ich habe den 3 bis 5 Fuß hohen Strauch oft an dem Strand in Nord-Ceylon gesammelt, aber nie in den Mangroven gesehen. Es ist deshalb durchaus erklärlich, daß Pemphis acidula eine andere Anatomie als die echten Mangrovegewächse aufweist. 2. Herpestis Monnieria: das Material war Areschoug von Börgesen mitgeteilt worden, und nach dessen Angaben wurde diese Pflanze kriechend unter der Mangrove angetroffen. Die kleine, einjährige Pflanze gehört aber ebenfalls nicht zu den eigentlichen Mangrovegewächsen, sondern

[1]) Schimper, l. c. S. 32.

kommt auf marschigem Boden vor, bisweilen sogar sehr weit vom Meeresstrande entfernt, wenn sie auch mit Vorliebe in der Nähe der Küste wächst. Wie überhaupt in dem tropischen Tieflande, so war sie auch auf Ceylon überaus verbreitet. Auf der bekannten kleinen Insel Süd-Indiens Ramisseram fand ich Herpestis Monnieria in Massen: sie nahm mit verschiedenen Gramineen große Flächen des Strandes ein. In den Mangrovewäldern habe ich sie nie gesehen. 3. Derris uliginosa wird von Areschoug[1]) gleichfalls unrichtig als Mangrovegewächs angeführt. Diese Schlingpflanze kommt allerdings immer in der Nähe der Meeresküste vor, aber durchaus nicht in dem schlammigen Boden der Mangroven. Ich fand sie oft im nördlichen Ceylon; auf der Photographie von Elephant Paß (I u. II) befindet sie sich unter den dort abgebildeten Gewächsen (nach Angabe von Dr. Willis); ihr Standort hat mit den Mangroven nichts zu tun. 4. Anona palustris. Nach Areschoug gibt Börgesen an, daß das betreffende Bäumchen in den großen Lagunen auf St. Thomas wachse, und zwar in mittelbarer Nähe von Avicennia nitida und Laguncularia racemosa. Er ist, wie auch mehrere andere dänische Botaniker, geneigt, die Pflanze zu der Mangrovegenossenschaft zu rechnen. Nach der Anatomie des Blattes scheint mir dies jedenfalls sehr zweifelhaft; übrigens sind mir die Standortsverhältnisse des Strauches zu wenig bekannt, um darüber bestimmt urteilen zu können. Von Schimper wird sie nicht als Mangrovepflanze angeführt. 5. Conocarpus erecta[2]) ist jedenfalls keine Mangrovepflanze, was mir Professor Heinrich Schenck seinerzeit mitteilte, als ich mich in Bonn mit Untersuchungen über die Anatomie der Combretaceen beschäftigte. Schimper führt auch an, daß Schenck Conocarpus erecta auf den Dünen bei Cabo frio und Pernambuco fand, „aber nicht

[1]) F. Börgesen, Halophyt vegetationen paa de dansk. west. Oeer. Kjöbenhavn 1898.

[2]) Holtermann, l. c. S. 14.

als Bestandteil der eigentlichen Mangrove[1]." 6. Scolopia sp. wird von Areschoug auch als Mangrovepflanze angegeben; sein Material stammt aus Singapure; in Hookers „Flora of British India" werden nur 4 Scolopiaarten angeführt, die jedenfalls als echte Mangrovepflanzen nicht in Betracht kommen können. Da eine nähere Bezeichnung der von Areschoug untersuchten Art fehlt, so ist darüber nichts weiter zu sagen, als daß die Zugehörigkeit dieser Pflanze zu der echten Mangrovevegetation sehr zweifelhaft bleibt, besonders da, wie Areschoug[2]) angibt, „unter sämtlichen von Möller heimgebrachten und mit den typischen Mangrovepflanzen zusammen angetroffenen Halophyten es kaum eine andere gibt, deren Blätter in höherem Grade von denen der Mangrovepflanzen abweichen wie diese".

Areschoug hat im ganzen 25 Arten als Mangrovegewächse untersucht, von diesen sind jedoch $^1/_5$ (nämlich die oben angegebenen) zu streichen: denn zu dieser Formation dürfen wir nur solche rechnen, die ausschließlich in den Mangroven ihren Standort haben. Man findet in den dortigen Wäldern ohne Zweifel verschiedene Pflanzen, die auch anderswo ihren Verbreitungskreis haben; aber die echten Mangrovepflanzen besitzen ein scharf begrenztes Wachstumsgebiet.

Ich betone dies so sehr, weil die oben von Areschoug unrichtig angegebenen Pflanzen sämtlich schon in der Anatomie von den echten Mangrovepflanzen abweichen; sie besitzen z. B. gar kein Wassergewebe und keine Speichertracheiden, was ja gerade den Repräsentanten dieser Genossenschaft charakteristisch ist. Areschoug selbst scheint übrigens die Mangroven nicht aus eigener Anschauung zu kennen, sein Material ist von anderen Botanikern gesammelt; ein Irrtum seinerseits ist schon deshalb durchaus zu entschuldigen.

---

1) Schimper, l. c. S. 68.
2) Areschoug, l. c. S. 61.

Schimper[1]) gibt an, daß die epiphytische Vegetation in den Mangroven sehr zurücktritt; ich kann dies durchaus bestätigen. Dagegen hat er wohl kaum das Richtige getroffen, wenn er meint: „Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Salzüberzug der Rinde es ist, der einer Ansiedelung von Epiphyten auf den Stämmen der äußeren Mangrovebäume sowie anderer auf dem Strande wachsender Bäume hindernd entgegentritt.“ Die epiphytische Vegetation ist in erster Linie von einem immer feuchten Substrat abhängig, daher auf Baumstämmen, die längere Zeit trocken sind, schon von vornherein ausgeschlossen. Nun sind in allen den verschiedenen Mangroven, die ich gesehen habe, die Stämme am Außenrande schon infolge der geringen Beschattung trocken; dazu kommt noch, daß oft einige Wochen vergehen können, ohne daß ein Tropfen Regen fällt. Und wenn dies irgendwo nicht der Fall sein sollte, dürfen wir wohl annehmen, daß dort auch eine reichliche epiphytische Vegetation zu finden ist. Allerdings werden wohl bei häufigem Regen auch die Salzkrusten der Rinde (die ich übrigens vergebens gesucht habe) weggespült werden. In einem späteren Abschnitt werde ich einen Fall behandeln, der vollständig gegen Schimpers Annahme spricht. In den Blattachseln von Borassus flabellifer kommt nämlich bisweilen eine sehr reiche epiphytische Vegetation vor, obgleich diese Palme mit den angesiedelten Pflanzen oft am Strande, von den Wellen umspült, wächst.

Dagegen schmarotzt an den Mangrovebäumen sehr häufig Loranthus capitellatus. Bei diesem finden wir verschiedene anatomische Merkmale, die auch seinen Nährbäumen eigen sind: unter der Epidermis liegt ein 1 bis 2schichtiges Wassergewebe, die Gefäßbündelenden sind von Speichertracheiden umgeben, und große Steinzellen liegen im Blattgewebe zerstreut; andererseits sind die Spaltöffnungen nicht eingesenkt und die Kutikula ist nicht verdickt. Da die Loranthaceen in einem späteren Ab-

[1]) Schimper, l. c. S. 59.

schnitt näher behandelt werden, so bemerke ich vorläufig nur, daß von den auf Ceylon vorhandenen 25 Arten nur Loranthus capitellatus Wassergewebe besitzt. (Ich habe sämtliche Arten untersucht.) Es ist ja vollkommen begreiflich, daß, wenn das Wassergewebe für die Mangrovepflanzen durchaus unentbehrlich ist, dies auch für den Parasiten der Fall sein muß, da er ja das Schicksal der Nährpflanze in bezug auf Wassermangel teilt. Meine Zeichnung (Taf. XIII, Fig. 63) stellt die Anatomie des Blattes dar; zum Vergleiche verweise ich auch auf Taf. XIV, Fig. 73 und 74 die einige Blattquerschnitte anderer Loranthaceen zeigen.

b) Die Flora der Solfataren.

Es liegt bei dieser Gelegenheit nahe, eine andere Formation zu erwähnen, die auch an salzreichen Stellen vorkommt, nämlich die Vegetation am Rande und in der Nähe der Fumarolen. Schimper[1]) hat diese Gegenüberstellung auch längst vollzogen. Ich kenne aus eigener Anschauung eigentlich nur Fumarolen und Solfataren auf Java, von welchen ich allerdings eine größere Zahl gesehen habe.

Ich fange mit einem bestimmten Fall an. Die Solfatare am südwestlichen Fuß des früheren Vulkans Salak (in der Nähe von Buitenzorg) liegt ungefähr 3500′ hoch; an dieser findet sich eine sehr reiche Kratervegetation. In einiger Entfernung vom Rande des Kraters hören die hohen Wälder auf, mögen sie nun aus Laurineen, Eichen oder Podocarpusarten, Gardinien usw. bestehen. Obgleich sie sonst dort oben eine enorme Fläche einnehmen, sind sie mit einemmal verschwunden, und von ihrem Rande bis zur Solfatare tritt eine ganz neue und hier sonst völlig unbekannte Vegetation auf. Es ist eine Anzahl von Bäumen weniger Arten, die sich hier gern zusammenfinden,

[1]) Schimper, Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration besonders in der Flora Javas. Sitzungsberichte der königl. Akademie d. Wiss. Berlin 1890, S. 1057.

nämlich Agapetes vulgaris Jungh., Agapetes microphylla Jungh., Rhododendron retusum, Gaultheria leucocarpa und mehrere Farne, besonders Polypodium vulcanicum. Es sind alles Gebüsche, die an Größe abnehmen, je näher wir der dampfenden Öffnung kommen. Das Sonderbare ist nun, daß es durchweg Bäumchen sind, die man in den Wäldern außerhalb des Kratergebiets vergebens sucht; ihre eigentliche Region, wo sie am üppigsten ausgebildet sind, besonders an hohen, steilen Berggipfeln, liegt 8 bis 10 000 Fuß hoch. An den Fumarolen wachsen sie auf einem Kraterboden, der nur wenig mit ihrem sonstigen Standort auf den hohen Bergen gemein hat. Hier ist der Boden immer feucht und schlammig; er besteht aus einem weißlichen Brei, der an einzelnen Stellen ganz unbedeckt oder nur mit einer dünnen Kruste versehen ist; er ist reichlich mit Schwefel, Schwefelverbindungen und kieselsaurer Alaunerde durchsetzt. Ich habe, wie gesagt, eine große Zahl von Fumarolen besucht und zwar in den verschiedensten Höhenlagen; überall fand ich diese Vegetation und eine genügende Feuchtigkeit, hervorgerufen bald durch einen herabströmenden Bach, bald durch Tausende von kleinen, dampfenden Öffnungen, die schwefelsaures- und Schwefelwasserstoffgas entwickelten. Einem Mangel an Feuchtigkeit sind diese Pflanzen nie ausgesetzt.

Schimper meint nun[1]), es könne keinem Zweifel unterliegen, daß hier, wie in der Mangrove, die chemische Beschaffenheit des Substrats Schutzmittel gegen Transpiration zur Lebensbedingung mache. Er sagt an derselben Stelle weiter: „Daß die aus dem Boden entweichenden Gase Chloride enthalten, ist nach allen Analogien und nach der Zusammensetzung der Quellen mit Sicherheit zu schließen. Es sind aber vorwiegend Sulfate, welche hier die Transpiration beeinflussen, und deren Anhäufung in den Blättern schädlich wirken könnte. Die nackte Oberfläche des Bodens zeigt sich überall von einem mehligen, gelben

[1]) l. c. S. 1058.

und weißen Überzug von Schwefel und Schwefelverbindungen bedeckt und bis zu einer gewissen Tiefe von demselben imprägniert. Daß aus diesen Schwefelverbindungen im Boden Sulfate entstehen, kann keinem Zweifel unterliegen und geht übrigens aus der Zusammensetzung der dampfenden Quellen, die einen bedeutenden Reichtum an Alaun aufweisen, mit Sicherheit hervor. Es sind dadurch ganz ähnliche, für stark transpirierende Gewächse ungünstige Bedingungen vorhanden, wie wir sie auch auf dem Strande wiederfinden, und wie sie im Laboratorium nach Belieben hergestellt werden können." — Theoretisch scheint dies ganz plausibel; wir halten uns aber an die reine Beobachtung und müssen gestehen, daß es durchaus nicht verständlich ist, wie Schimper dazu kommt, von einer Flora „mit einem so ausgeprägt xerophilen Charakter" zu sprechen. Und es ist in keiner Weise zutreffend, wenn Schimper annimmt, daß „die Untersuchung der Solfatarepflanzen, vollständig in Übereinstimmung mit ihrem äußeren Charakter und ihrem sonstigen Vorkommen, das Vorhandensein stark ausgeprägter Schutzmittel gegen Transpiration zeigt". Der Leser wird sich selbst durch Betrachtung meiner genau ausgeführten Zeichnungen von der Unrichtigkeit der Annahme Schimpers überzeugen; ich verweise auf Tafel XIII, Figur 65, 66, 67 und 68, die Querschnitte der wichtigsten Kraterpflanzen Javas darstellen. Man wird hieraus ersehen, daß sie in ihrer Anatomie auch nicht in einer einzigen Beziehung xerophytische Merkmale zeigen.

In erster Linie sind Agapetes vulgaris und Rhododendron retusum zu erwähnen. Es sind ziemlich hohe Sträucher, die man sonst hauptsächlich nur auf den höchsten Gipfeln der Hochgebirge findet. Während sie aber dort klein und verkrüppelt erscheinen, nehmen sie, in dem feuchten Schlamm der Solfatare wachsend, oft eine aufgerichtete, normale Stellung ein, und vor allem ist zu bemerken, daß sie hier ein dichtes Gebüsch

bilden, und daß sie, obgleich sie von allen Seiten von den warmen Dämpfen umgeben sind, die reich an Schwefelwasserstoffgas, schwefliger Säure und Salzsäure sind, doch in dem herrlichsten Grün prangen, „dessen glänzende Farben nur schwer zu beschreiben sind", wie Junghuhn[1]) bei diesen Kraterpflanzen beobachtet hat. Ein jeder, der sich die Kratervegetation ansieht, müßte, sollte man meinen, mit Erstaunen hören, daß dieser Vegetation xerophytische Merkmale eigen sein sollen. Eher könnte man von vornherein gerade das Gegenteil vermuten: denn wohl weicht in dem ganzen Bereich die von den sauren Dämpfen umgebene und in dem salzhaltigen Boden wurzelnde Vegetation von der des benachbarten Urwalds ganz wesentlich ab, und dies sowohl in Bezug auf die systematische Zusammensetzung, als auch in Rücksicht auf die Physiognomie; aber dies liegt gerade daran, daß die Kraterpflanzen in gesättigtem, tiefem Grün erscheinen, und dabei oft grell gegen die umgebenden Wälder abstechen. Nach dem äußeren Habitus der Vegetation könnten wir eher in diesen und nicht in der Flora der Solfataren xerophytische Merkmale erwarten.

Um nun zu den beiden oben erwähnten Species zurückzukommen, hebe ich hervor, daß Junghuhn, der sämtliche Vulkane Javas beschrieben hat, berichtet, daß er auf der ganzen Insel keinen einzigen Krater, hoch oder niedrig liegend, gesehen habe, wo Agapetes vulgaris nicht wüchse. Ich untersuchte Exemplare, die dicht an den Solfataren standen; sie zeigten in der Anatomie keine Spur von Xerophytismus. Die Pflanzen von der Solfatare Salak (3500′ unterscheiden sich von denen des Gedéh (9900′) durch eine etwas dünnere Kutikula. Außer Agapetes vulgaris finden sich an denselben Standorten Agapetes microphylla und rosea, die, in derselben Weise wachsend, sich oft zu einer Höhe von

[1]) Junghuhn, Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Leipzig 1857, Abt. II, S. 55.

20 bis 25′ erheben; in der Anatomie weichen sie nicht wesentlich von den erstgenannten ab. Rhododendron retusum ist ebensowenig wie seine Begleiter auf den Kraterboden xerophytisch gebaut. Wie diese zeigt er nur schwache mechanische Beläge der Gefäßbündel und keine eingesenkten Spaltöffnungen; die Kutikula ist unverdickt, was besonders nach Behandlung mit Schwefelsäure hervortritt. Gerade hier hätten wir nach Schimper Anpassungen gegen zu starke Transpiration um so mehr erwarten können, als bei sehr vielen Rhododendronarten solche zur Ausbildung kommen, wie z. B. in Form einer verdickten Kutikula oder von Schleimzellen, eingesenkten Spaltöffnungen usw. Nur an der Unterseite finden sich einige der bekannten Schildhaare, die aber zu vereinzelt stehen, um überhaupt eine Schutzrolle spielen zu können. Schimper[1]) erwähnt, daß er Rhododendron tubiflorum außerhalb des Kratergebüsches angetroffen habe; gerade dieser zeigt aber sogar in höherem Maße als R. retusum Anpassungen gegen Transpiration; denn unter der Epidermis, die mit einer etwas verdickten Kutikula ausgestattet ist, liegen große Schleimzellen, die gewiß die Austrocknung des Blattes verlangsamen können; die Spaltöffnungen sind zwar nicht eingesenkt, dagegen vollständig von den kleinen Schildhaaren überdeckt, da diese dachziegelförmig übereinander liegen. Gaultheria leucocarpa wächst ebenfalls sonst nur auf den höchsten Gebirgen. Die Blätter sind lederartig, bieten aber in ihrer Anatomie nichts Auffallendes, wie schon aus meiner Zeichnung hervorgeht; nur kommen hier wie so oft bei den Ericaceen Schleimzellen vor. Albizzia montana zeigt gleichfalls keine Anpassungen gegen Transpiration.

Diese fünf Arten gehören, wie gesagt, zu den gewöhnlichsten Bestandteilen der Solfatarenflora, und besonders die schöne Agapetes vulgaris trägt durch ihr massenhaftes Vorkommen dazu bei, den Kratern den Eindruck der leblosen Einöde zu nehmen.

[1]) Schimper, l. c. S. 1058.

Zu diesen fünf ständigen Repräsentanten der Kratervegetation gesellen sich nun verschiedene zufällige Bestandteile, die sonst nicht nur als Hochgebirgspflanzen vorkommen, die aber doch nach Junghuhn in den umliegenden Wäldern recht selten angetroffen werden. Diese sind Symplocos ribes und xantophylla, Tetranthera citrata, Melastoma languinosum und setigerum, Elaeocarpus angustifolius und Myrsine avenis. Besonders die beiden letzteren bilden als recht große, bis 30 Fuß hohe Bäume den Außenrand des amphitheatralisch sich verkleinernden Buschwerks und tragen durch ihren geraden Wuchs zur Verschönerung der sonst kahlen Umgebung bei.

Nicht selten, z. B. auf Papandajan, waren die Blätter von Agapetes vulgaris und Rhododendron retusum mit einem gelblichen Überzug von Schwefelverbindungen, hervorgerufen durch den Niederschlag der Dämpfe, vollständig bedeckt; aber trotzdem blieben die Blätter frisch, und die grüne Farbe kam in ihrer vollen Schönheit zum Vorschein, sobald der Schwefelbelag entfernt wurde. Ja nicht selten wachsen die Bäume in dem warmen Schlamm, rings umgeben von den kochenden Solfataren; aber trotzdem entfalten sie eine große Üppigkeit: jahraus, jahrein blühen und setzen sie Frucht an.

Der Untergrund des Gebüsches besteht hauptsächlich aus Farnen und Lycopodien und aus Clematis javanica. Pteris incisa gedeiht nirgends so üppig, wie auf dem weichen, breiartigen Boden, zusammen mit dem bekannten Polypodium vulcanicum, das oft auf Steinen wächst, die nach Junghuhn in einem bisweilen bis 75° C erhitzten, sauren Wasser liegen. Es bildet die letzte Zone der höheren Vegetation. Nun folgt der innere Kraterboden, der übrigens nicht ohne organische Lebewesen ist; denn in dem Sprudel finden sich trotz der hohen Temperatur immer verschiedene Conferven.

Ich habe nun sämtliche typische Kraterpflanzen Javas auf ihre Anatomie hin untersucht, und es bleibt mir unverständlich,

wie Schimper sagen kann, daß die Flora der Solfataren, auch in den regen- oder nebelreichen Regionen in ihrem Habitus ganz ausgesprochen xerophil sei, und sich aus Gewächsen zusammensetze, deren Vorkommen auf erschwerte Wasserversorgung hinweise[1]). Übrigens haben verschiedene von den Standorten der Kraterpflanzen oft einen so geringen Zusatz von Salzen, daß dies unmöglich auf die Struktur der Vegetation von Einfluß sein kann. In anderen Fällen dagegen sind sie in viel größerem Prozentsatz vorhanden als in gewöhnlicher Nährlösung. Es liegen wohl genaue Analysen über verschiedene Solfataren Javas vor; weiter wissen wir auch, daß nicht bloß Kochsalz, sondern auch die eigentlichen Nährsalze, wenn zu reichlich geboten, die Entwickelung von Schutzmitteln gegen Transpiration veranlassen; vorläufig fehlen uns aber genauere Untersuchungen der Frage, bei welchem Prozentsatz diese Schutzmittel ausgebildet werden. Nach meinen Befunden auf Java ist jedenfalls die chemische Zusammensetzung der Fumarolen nicht derart, daß Anpassungen gegen Verdunstung hervorgerufen werden können.

Ich bin selbstredend weit davon entfernt, Schimper einen Vorwurf daraus machen zu wollen, daß er in so vielen Fällen unrichtig xerophytische Merkmale angenommen hat. Zu der Zeit, als er seine Arbeiten veröffentlichte, hatten wir noch nicht eine solche Übersicht über die Erscheinungen wie jetzt; und um so weniger dürfte gerade ich ihn tadeln, als ich mich in „Anatom. der Combretaceen“ ähnlicher Fehler schuldig gemacht habe.

c) Die Flora des Strandes.

Der größere Teil des Küstenlandes Ceylons ist flach, sandig und fällt sanft zum Meere ab. Vom Schiff aus sieht man es meilenweit sich hinstrecken als einen schmalern, weißen Streifen, auf der einen Seite vom Meere, auf der anderen von

[1]) Vergl. Schimper, l. c. S. 1057.

dem immergrünen, tropischen Walde begrenzt. Der Sand bildet bald eine lange, ebene Fläche, bald ist er zu niedrigen, welligen Hügeln aufgeworfen. Soweit die Flutwellen reichen, ist der Boden sehr salzhaltig; aber je weiter wir uns vom Meere entfernen, um so süßer wird das Grundwasser, und schon 20 bis 30 Fuß vom höchsten Wasserstande entfernt, konnte ich oft durch Eingraben im Sande trinkbares Wasser erhalten. Diese eigentümliche Erscheinung, daß wir immer an sandigen Stellen so nahe dem Meere süßes Wasser antreffen, beruht nach dem, was Prof. v. Richthofen[1]) mir mitteilte, darauf, daß vom Lande aus ein beständiges Abfließen des Grundwassers nach dem Meere, keineswegs dagegen ein Eindringen des Meerwassers nach dem Lande stattfindet. Dies beweisen die Süßwasserbrunnen an jedem sandigen oder schlammigen Strande, ebenso wie im Kalksande der Korallenriffe. Das Meerwasser hat in der Regel 3% Chlornatriumgehalt; bis zu dem süßen Wasser am Strande gibt es nun eine ganz allmähliche Abstufung des Salzgehaltes. Dies findet auch in der Vegetation seinen Ausdruck. Die Pflanzen, die unmittelbar am Meeresstrande wachsen, bedürfen der Schutzmittel gegen das Austrocknen der Blätter; wir brauchen uns aber nur wenige Schritte landeinwärts zu bewegen, und die Vegetation verhält sich durchaus anders. Hier kehren dieselben Merkmale wieder wie bei Pflanzen, die an feuchten Stellen mit süßem Wasser wachsen. Dies stimmt auch mit den Versuchen von Lesage überein: Gegenüber einem salzhaltigen Substrat verhalten sich die Pflanzen durchaus verschieden; einige können ohne Schaden mit 3% Chlornatriumlösung begossen werden, während andere schon bei 0,5% zugrunde gehen. Auch am Strande ist nun die Vegetation scharf nach dem Salzgehalt des Grundwassers verteilt.

Zuerst werde ich die Anatomie einiger Haupttypen kurz besprechen, um zu zeigen, wie die Pflanzen sich verhalten, die

[1]) Vergl. v. Richthofen, Führer für Forschungsreisende.

in der unmittelbaren Nähe des Meeres wachsen, wo der Sandboden durch die Wellen immer feucht und stark salzhaltig erscheint.

Eleusine aegyptiaca ist auf dem tropischen Strande überaus verbreitet. Die kleine Pflanze hat ein großes Wassergewebe, das unter der Oberseite des Blattes verläuft; die Gefäßbündel sind von Palisadenzellen kreisförmig umgeben.

Cyperus pumilus hat sehr große Epidermiszellen, die als Wassergewebe fungieren; sobald Wassermangel eintritt, ziehen sich die Zellen zusammen, indem die Radialwände sich falten.

Cyperus bulbosus kommt auf feuchtem Sande vor. Wie aus meiner Zeichnung auf Taf. III, Fig. 20 zu ersehen ist, bildet die Pflanze lange Ausläufer, an welchen hier und dort kleine Bulbillen erscheinen, die als Fortpflanzungsorgane dienen. Auf Ceylon suchte ich vergebens nach Samen, auch Trimen hat nie solchen gefunden. Die Blätter haben ein großes Wassergewebe.

Remirea maritima hat eine große Ähnlichkeit mit verschiedenen Formen der vorhergehenden Pflanze und besitzt wie jene ein weit umherkriechendes Rhizom. Sie ist auf jedem Meeresstrande überaus verbreitet, und nur von solchen Standorten habe ich mein Material. Die Blätter sind 4 bis 5 mm breit und flach ausgebreitet; sie besitzen ein großes Wassergewebe und eine starke Kutikula, und so ist die Pflanze durch ihren anatomischen Bau ihrem Standorte besonders angepaßt. (Abgebildet auf Taf. III, Fig. 21.)

Atriplex repens ist gleichfalls auf dem tropischen Strande sehr verbreitet. Die Blätter sind mit zahlreichen großen, blasenförmigen Haaren bewachsen, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt; ein Wassergewebe fehlt, dagegen sind die Nervenenden von zahlreichen Speichertracheiden umgeben.

Pandanus odoratissimus u. a. Pandaneen gehören zu den auffallendsten unter allen tonangebenden Gewächsen der indomalaiischen Strandflora: sie wachsen oft unmittelbar am Meereswasser und erinnern durch ihre zahlreichen, von den Ästen ausgehenden Wurzeln an die strahlenförmigen Wurzeln der Rhizophoreen. In dichte Büschel zusammengedrängt, schießen die langen Blätter in großem Bogen aus der Krone der Bäume hervor. Die Blätter haben ein einschichtiges (bisweilen mehrschichtiges Wassergewebe: die Spaltöffnungen liegen in einem Niveau mit der Oberfläche und zeigen keine Anpassungen gegen zu starke Transpiration.

Aus Gründen, die ich schon erwähnt habe, erscheint der feuchte Sandboden schon in geringem Abstande vom Meere wenig salzhaltig. Es ist deshalb von vornherein zu erwarten, daß die Pflanzen in ihrer Anatomie keine Schutzmittel gegen Austrocknen des Gewebes zeigen werden. Auch hier muß ich mich damit begnügen, nur einige von den Charakterpflanzen hervorzuheben. Wir finden in diesem Gebiet schon verschiedene Pflanzen, die mehr kosmopolitisch sind und auch sonstwo im Binnenlande vorkommen. In der Anatomie zeigen sie große Übereinstimmung mit den Pflanzen, die überhaupt feuchte Standorte lieben. Wichtig für uns ist nun, daß kein einziges der Gewächse Anpassungen gegen zu starke Transpiration besitzt. Verschiedene zeigen wohl Sukkulenz, aber die Kutikula ist dünn, die Spaltöffnungen sind nie eingesenkt. Wachsüberzug ist nicht ausgebildet und ein Wassergewebe ist in keinem Falle vorhanden. Es ist überhaupt eine durchaus unrichtige Vorstellung, daß diese Formation gegen Transpiration geschützt sein soll. Einige der Haupttypen habe ich abgebildet.

Auf Taf. V, Fig. 30 ist Spermacoce hispida dargestellt, eine kleine Rubiacee, die flach ausgebreitet auf dem Sande liegt. Wie Evolvulus alsinoides (Taf. V, Fig. 28) so gehört auch sie zu den allerverbreitetsten Vertretern dieser Formation.

Die Anatomie der Blätter geht aus den Abbildungen hervor. Dasselbe ist auch von Tribulus terrestris (Taf. IV, Fig. 24) zu sagen. Die Gefäßbündel sind von großen, kubischen Zellen umgeben, die strahlenförmig angeordnet sind. Portulaca tuberosa (Taf. IV, Fig. 24a) fand ich in Nord-Ceylon in großen Massen mit den vorher erwähnten Pflanzen zusammen; die Blätter sind sukkulent, zeigen aber kein Schutzmittel gegen Austrocknen des Gewebes. Eigentümlich sind ihre verdickten, knollenförmigen Wurzeln.

Wie schon aus den Abbildungen der Haupttypen hervorgeht, besitzen die Pflanzen dieser Formation sehr lange und tiefgehende Wurzeln.

Eine große Rolle spielt auch Ipomaea biloba, (= I. pes capra). Sie kommt oft in solchen Mengen vor, daß auf lange Strecken der weiße Strand vollständig verdeckt ist. In der Blütezeit, besonders im Dezember, bietet Ipomea biloba einen herrlichen Anblick: Tausende und aber Tausende von Blütenstielen richten sich aufwärts, um die großen, purpurroten Blüten zur Schau zu stellen. Wie die übrigen Pflanzen dieser Formation zeigt auch diese keine ausgeprägten Schutzmittel gegen zu starke Transpiration; die Kutikula ist etwas verdickt, die Scheide der Gefäßbündel dünnwandig.

Sehr häufig siedelt sich auch Convolvulus parviflorus an; mit seinem dünnen, schlingenden Stengel kriecht er zwischen den Opuntien hin. Wie so viele Pflanzen am Strande, so kommt auch diese an anderen Standorten im Binnenlande vor. Nicht weniger häufig als die vorhergehende ist Cassytha filiformis, die auf den Strandpflanzen parasitisch lebt; sie ist xerophytisch gebaut: die Kutikula sehr verdickt, die Spaltöffnungen, die quer zur Längsachse des Stengels orientiert sind, tief in die Rillen des Stengels eingesenkt. Gegen Austrocknen scheint sie genügend geschützt zu sein; denn abgeschnittene Stücke, deren Enden mit Wachs zugeklebt waren, verblieben lange frisch.

Auf Thespesia populnea findet sich oft ein Loranthus ligulatus; ebensowenig wie sein Wirtsbaum, der am Strande wächst, zeigt er Anpassung gegen zu starke Verdunstung.

Clerodendron inerme ist gleichfalls überaus verbreitet; es liebt, wie es scheint, den feuchten Sand; schon dies macht es durchaus erklärlich, daß die Pflanze gar keine Anpassungen zeigt; nur die Blätter sind dick und sukkulent. Auch die übrigen der genannten Pflanzen verhalten sich in bezug auf Anpassungen gegen Transpiration ähnlich.

Aber oft wird der sandige Strand von langen Strecken unterbrochen, deren Boden aus feiner Tonerde besteht, die, für Feuchtigkeit undurchdringlich, eine fette, kompakte Masse bildet. Das Flutwasser steht oft 1 m über dem Boden, aber zur Ebbezeit oder bei trockenem Wetter dorrt dieser derartig aus, daß große Spalte gebildet werden. Die Vegetation ist sehr arm, insofern nur wenige Arten vertreten sind; allerdings kommen diese oft in großer Individuenzahl vor. Zu den letzten Außenposten gehört Aeluropus villosus (Taf. III, Fig. 23 c), ein kleines bläuliches Gras, das am Boden hinkriecht und nur hier und da seine Blütenstände hervorschießen läßt.

Die Stolonen zeigen dieselbe Bauart, wie alle Stengelorgane, die dem Boden angeschmiegt sind und in feuchter Luft wachsen. Die Rinde ist demgemäß locker und mit großen Lufträumen versehen; die Gefäße sind nach der Mitte konzentriert, und die peripherischen Rippen fehlen; dagegen ist die Endodermis stark entwickelt. Die Blätter sind, je nach den Standorten, klein, spitz und zusammengerollt oder 3 bis 4 cm lang, lanzettförmig und flach ausgebreitet. Die beiden Seiten sind mit kutikularisierten Papillen versehen, zwischen denen sich auf der Oberseite die Spaltöffnungen befinden. So unwahrscheinlich dies klingt, so stimmt der anatomische Bau des Blattes vollständig mit dem verschiedener Wüstenpflanzen überein, die im trockensten Sande wachsen und mit einer

sehr erschwerten Wasserversorgung zu kämpfen haben. Die Gefäßbündel liegen zwischen zwei subepidermalen Bastgruppen und werden ringsum von einer Scheide parenchymatischer, viereckiger Zellen umgeben (siehe Taf. XIII, Fig. 72). In einem Halbkreis liegen an beiden Seiten die assimilierenden Zellen, die durch ihre strahlenförmige Anordnung wie eine Fortsetzung der soeben erwähnten Scheidenzellen aussehen; sie unterscheiden sich jedoch von diesen durch eine schmalere Form. Das ganze Blatt ist durch ein farbloses Wassergewebe in kleinere Partien geteilt, da dessen Zellen quer durch das Blatt verlaufen, ohne durch grüne Zellen unterbrochen zu sein. Die Epidermis der Unterseite ist verdickt, so daß das Lumen der Zellen fast verschwindet.

Aeluropus lagopinus ist eine am indischen Meeresstrande sehr verbreitete Pflanze; sehr oft wächst sie weit hinaus, so daß sie bei Flut stundenlang unter dem Meerwasser steht. An günstigeren Stellen und etwas weiter landeinwärts erscheint sie oft aufgerichtet und erreicht eine Höhe bis 30 cm. Hier breiten sich die sonst zusammengerollten Blätter aus und verlieren ihren Wachsüberzug, ein Zeichen, daß die Transpirationsverhältnisse hier günstiger sind. Die Wurzeln sind nicht tiefgehend, obgleich die Oberfläche des Bodens bald austrocknet.

Zu dieser Formation gehören weiter Arthrocnemum indicum, Salicornia brachiata und 2 Suaeda-Arten.

Arthrocnemum indicum (auf Taf. IV, Fig. 26a abgebildet) ist in Nord-Ceylon wie in Indien und im tropischen Afrika ein sehr verbreiteter Strauch: er ist niederliegend und erreicht oft eine Länge von über 1 m. Der Stamm ist holzig, die jungen Triebe sind aus kurzen, grünen Internodien aufgebaut; durch diese wird die Assimilation sowie die Transpiration besorgt. Der Holzkörper derselben ist klein und wird von einem großzelligen Rindenparenchym umschlossen. Dieses Parenchym fungiert als Wassergewebe und zeigt nur wenige Zwischenräume;

es ist von zahlreichen Spiraltracheiden durchzogen, die die Wasserzufuhr nach den peripherischen Teilen besorgen. Durch einen Ring von Sammelzellen wird die Rinde von dem Assimilationsgewebe abgegrenzt: letzteres besteht aus einer Reihe langgestreckter Palisaden, an die sich die großzellige Epidermis mit einer verdickten Kutikula anschließt. Die Spaltöffnungen liegen eingesenkt. Zum Studium des inneren Wassergewebes bietet Arthrocnemum indicum ein ausgezeichnetes Objekt. Sobald die Pflanze an Wassermangel leidet, kann man am Querschnitte sofort beobachten, wie das Wassergewebe sich zusammenzieht und Wasser an die assimilierenden Zellen abgibt: die Radialwände zeigen die charakteristische geschlängelte Form.

Salicornia brachiata hat einen ähnlichen Habitus wie die vorhergehende Pflanze, ist aber kleiner und mehr aufgerichtet; auch die Anatomie ist im wesentlichen übereinstimmend.

Suaeda nudiflora und monoica sind zwei Sträucher, die oft in enormen Massen an der Küste vorkommen; besonders in den westlichen Provinzen bedecken sie zuweilen meilenweit das Land. Die Blätter sind linienförmig, sukkulent und erreichen eine Länge von ungefähr 1 cm. Sie haben ein großes, inneres Wassergewebe, verdickte Kutikula und eingesenkte Spaltöffnungen.

Suaeda maritima hat größere Blätter; das Wassergewebe ist weniger kräftig ausgebildet und die Kutikula dünner als bei den vorhergehenden Arten. Sie liebt einen sandigeren, weniger salzhaltigen Boden; ich habe sie nie mit den beiden anderen zusammen gefunden.

Zu dieser Formation gehören auch zwei recht seltene, aber sehr charakteristische Pflanzen, nämlich Portulaca Wightiana und das kleine Gras Pommereulla Cornucopiae. Ich fand sie beide in großen Massen auf fest eingetrocknetem Lehmboden, nicht weit vom Meere. Sie kommen nur in den trockensten Gegenden Ceylons vor und müssen deshalb mit ausreichenden

Schutzmitteln gegen Austrocknen versehen sein. Portulaca Wightiana, die auf Tafel III, Fig. 22 abgebildet ist, hat sehr sukkulente Blätter, aber diese scheinen sonst keine anatomischen Schutzmittel gegen zu starke Transpiration zu besitzen; dagegen haben sie in hohem Grade die Fähigkeit, Tauwasser in der Nacht aufzunehmen; jeden Morgen sind die Zellen vollständig turgeszent. Die Stipulae sind so lang wie die Blätter und persistent; sie vertrocknen bald und erscheinen dann als dünne, silberglänzende Schuppen. Da sie den Blättern dicht anliegen und diese vollständig verbergen, tragen sie zur Herabstimmung der Transpiration bedeutend bei. In meiner Zeichnung sind die Blätter überhaupt nicht zu sehen, die blattförmigen Gebilde sind nur eingetrocknete Stipulae.

Pommereulla Cornucopiae ist nicht weniger interessant; die Pflanze ist auf Taf. III, Fig. 23a abgebildet. Hier sind die Blätter wie bei den Gräsern der Wüsten gebaut. Die Gefäßbündel, zwischen kräftigen subepidermalen Rippen verlaufend, werden kreisförmig von einer einfachen Parenchymscheide kubischer Zellen umgeben. Die Bündel mit den anliegenden, assimilierenden Zellen werden durch farblose Wassergewebszellen voneinander getrennt. An einigen Stellen gehen die Gruppen der Wassergewebe quer durch das Blatt, an anderen nur bis zur Mitte. Die Kutikula ist stark verdickt. Das wichtigste Schutzmittel gegen zu starke Transpiration ist die Eigenschaft der Blätter, die beiden Hälften zusammenlegen zu können, sobald die Verdunstung zu groß wird. Wie aus meiner Zeichnung (Taf. III, Fig 23a) hervorgeht, besteht die Mitte des Blattes aus großen, wasserführenden Zellen, die gewissermaßen als Scharniere fungieren: wenn sie ihr Wasser verlieren, schrumpfen die Wände ein, und das ganze Blatt schließt sich zusammen.

Herpestis Monnieria kommt auch auf marschigem Boden vor, ist aber nicht an salzhaltige Stellen gebunden und zeigt deshalb keine Schutzmittel gegen zu starke Transpiration: die

Pflanze ist einjährig und hat schon bei dem Eintreten der Trockenzeit ihren Lebenslauf in der Hauptsache beendet. Wie ich schon (Seite 69) hervorgehoben habe, ist es durchaus unrichtig, wenn Areschoug diese Pflanze zu den Mangrovepflanzen rechnet: ich fand sie bei Peradeniya am Rande eines Reisfeldes, und Hooker[1]) sagt, daß sie in Indien bis 4000′ steige.

Die Formation, deren Repräsentanten ich näher beschrieben habe, hat eine große Ähnlichkeit mit der sogenannten „Quellerformation" oder „Kveller-Bältet", wie Warming sie nennt, die ja in Nordeuropa einen Teil des Wattenrandes einnimmt[2]). Bei uns kommt hier nur Salicornia herbacea vor. Diese zeigt gleichfalls Vorkehrungen gegen das Austrocknen des Blattes, wenn auch nicht in demselben Maße wie die tropischen Arten. —

Es unterliegt gar keinem Zweifel, daß die Anpassungen in erster Linie durch den Salzgehalt des Bodens hervorgerufen werden: denn wenn diese Pflanzen auf einem weniger salzhaltigen Substrat kultiviert werden, bleiben sie in ihrer Ausbildung weit zurück. Besonders zeigen dies Arthrocnemum indicum und Aleuropus lagopinus; auf dem salzärmeren Boden wird das Wassergewebe kleiner und die Spaltöffnungen sind weniger eingesenkt. Bei den Pflanzen des feuchten Meeresstrandes könnte das Grundwasser seinen Einfluß geltend machen: in diesem Fall ist dies aber ausgeschlossen, weil es überhaupt nicht den lehmigen, kompakten Boden zu durchdringen vermag; das Substrat ist deshalb viel salzhaltiger. Oft findet man, besonders in Nord-Ceylon, den Boden vollständig mit Salzkristallen bedeckt. Daß eine Vegetation, die unter solchen Bedingungen gedeiht, xerophytisch gebaut sein muß, ist deshalb durchaus erklärlich.

An dem oberen Rande dieser Region drängen sich allmählich andere Pflanzen hinein und vermitteln so den Übergang zu anderen Formationen.

[1]) Hooker, Fl. B. Ind. IV, 272.

[2]) Vergl. Warming, l. c. S. 213, und Buchenau, Die Pflanzenwelt der ostfriesischen Inseln (Abhandl. Naturw. Verein Bremen, Bd. XI, S. 249).

Aber allmählich, je weiter wir uns vom Meere entfernen, wird der Sand trockener; entweder ist er zu Dünen aufgeworfen, die als kleine, langgezogene Hügel auftreten, oder er bildet nur einen flachen Küstensaum; dies ist besonders der Fall, wo das Meer plötzlich an Tiefe zunimmt. Hier herrscht eine glühende, tropische Hitze; der Boden zeigt oft eine Temperatur von gegen 60° C. Auf einer Düne in Nord-Ceylon war die Lufttemperatur um 2 Uhr nachmittags durchschnittlich 35° C und die relative Feuchtigkeit 43.

Daß wir hier wieder eine andere Vegetation finden, die ausgeprägt xerophytisch sein muß, brauche ich kaum zu erwähnen. Wir wollen ihre Haupttypen betrachten.

Cressa cretica ist eine kleine Convolvulacee mit stark behaarten Blättern und eingesenkten Spaltöffnungen, aber ohne Wassergewebe.

Hinter dem Marschlande erhöhen sich oft die Dünen. Auf den hohen Sandhügeln ist die Vegetation überaus sparsam; nur Spinifex squarrosus streckt weit und breit seine langen Rhizome aus, und die Entstehung, das Anwachsen und die Erhaltung der Dünen beruht wesentlich auf dieser Eigentümlichkeit der Pflanze; sie spielt dort ganz dieselbe Rolle wie Psamma arenaria bei uns. Das Gras ist ja oft genug beschrieben, z. B. von Goebel[1]) (über die Fruchtstände) und später von Schimper.

Durch ihre federkieldicken Stolonen verbreitet die Pflanze ihre Blattbüschel nach allen Richtungen und bildet durch ihre pfriemartig zusammengerollten Blätter und durch die langen nadelförmig spitzen Tragblätter der Fruchtstände oft ein undurchdringliches Dickicht. Ich habe die Wärme des Sandbodens an mehreren Stellen in der unmittelbaren Nähe von Spinifex squarrosus gemessen. 4 cm unter der Oberfläche fand ich in

[1]) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, Bd. I, S. 35.

der Mittagsstunde bis 66° C; nach der Tiefe nahm die Temperatur schnell ab, aber immerhin betrug die Bodentemperatur an den Wurzeln ungefähr 45° C. An sonnenklaren Tagen ist die Lufttemperatur in den Mittagsstunden ungefähr 33° C und die relative Luftfeuchtigkeit 58. Diese Pflanze hat also in hohem Grade Schutzmittel gegen zu starke Transpiration nötig; denn der Boden ist sehr trocken, und das Grundwasser liegt zu tief, um von den Wurzeln erreicht werden zu können. Die oberirdischen Teile des Grases sind mit starkem Wachsüberzug versehen; die Spaltöffnungen liegen tief eingesenkt, und die mechanischen Beläge der Gefäßbündel sind sehr groß. Das ganze Innere des Blattes ist von einem großen Wassergewebe ausgefüllt. Die Rhizome haben eine Endodermis mit sehr verdickten Zellen.

Die Fruchtstände sind kugelförmig, und abgefallen rollen sie auf der Sandfläche meilenweit dahin, bis sie schließlich, wenn die Borsten abgerissen sind, im Sande stecken bleiben.

Spinifex squarrosus bildet also den vorherrschenden Bestandteil der Dünenvegetation; mit unglaublicher Üppigkeit wachsen seine Büsche auf dem weißen, lockeren Sande. Die Pflanzen stehen bald isoliert, bald erscheinen sie heckenförmig aneinander gereiht, bald wieder bilden sie dicht geschlossene Massen undurchdringlicher Dickichte.

Als untergeordnete Bestandteile sind in erster Linie verschiedene Cyperaceen zu erwähnen, vornehmlich Cyperus arenarius. Er spielt dieselbe Rolle wie Carex arenaria bei uns und trägt wie diese zur Befestigung der Dünen bei. Seine Ausläufer erreichen eine enorme Länge; schnurgerade wachsen sie oft über 100 Fuß unter dem Sande. In regelmäßigen Abständen senden sie Laubtriebe aus, die den Verlauf der Rhizome angeben; diese enden in einer kräftigen Spitze, die leicht den losen Sand durchbohrt. Auch bei dieser Pflanze kommen, wie bei Carex arenaria (vergl. Warming l. c. 1891 S. 181), zwei

verschiedene Wurzeln vor, nämlich kräftige, tiefgehende, auf eine weite Strecke hin unverzweigte „Sicherheitswurzeln", die aus der Basis der jungen Laubsprosse hervorwachsen, und zweitens kleinere, nur in den oberen Schichten des Sandes liegende Nebenwurzeln. Die ersteren dienen augenscheinlich zur Befestigung der Pflanzen, während die anderen die Nährstoffe aufnehmen. Im übrigen besorgen jene auch die Wasseraufnahme; denn an sehr trockenen Stellen kommen die kleinen Wurzeln überhaupt nicht zur Ausbildung. Die Blätter sind schmal, ericoid und können eine Länge von 3 cm erreichen. Die Spaltöffnungen liegen etwas eingesenkt, und die Kutikula ist stark verdickt; die einzelnen Gefäßbündel mit ihren kranzförmigen Scheidenzellen sind durch farbloses oder nur wenig chlorophyllführendes Parenchym voneinander getrennt.

Die Pflanze wächst oft in dem heißesten Sande, ganz wie wir bei Spinifex squarrosus hervorgehoben haben. Wie dieser zeigt auch Cyperus arenarius an solchen Standorten einen den Verhältnissen entsprechenden Bau, wie ich ihn soeben beschrieben habe.

Es ist klar, daß unterirdische Organe, die eine solche Hitze im trockenen Sande aushalten können, besondere Schutzmittel gegen das Austrocknen haben müssen: die jungen Sprosse sind deshalb bei den Gräsern von dicken, trocknen Blattscheiden umgeben, so wie ich es in Taf. IV, Fig. 24 b bei Eragrostis mucronata abgebildet habe; bei Spinifex squarrosus u. a. finden wir ein ganz ähnliches Schutzmittel.

In diesem brennend heißen Sande wächst mit Vorliebe Indigofera aspalathoides, ein kleiner, niederliegender Strauch, der auf Taf. V, Fig. 29 abgebildet ist. Die kleinen, ericoiden Blätter sind bilateral gebaut; durch ihre Mitte und in der Nähe der Blatträndер ziehen sich 3 große, mit Öl oder Schleim gefüllte Interzellularräume; sonst zeigen die Blätter keine be-

sonderen anatomischen Anpassungen gegen zu starke Transpiration; für genügende Wasserzufuhr sorgen die sehr tiefgehenden Wurzeln; bei den abgebildeten Pflanzen wachsen sie über einen halben Meter in die Erde hinein.

Eine charakteristische Dünenpflanze ist Thuarea sarmentosa, niederliegend, kriechend und mit zusammengerollten Blättern.

Zoysia pungens trägt auch zur Befestigung des Flugsandes bei; die Rhizome sind weit umherkriechend, die blaugrünen Blätter, mit einem Wachsbelag überzogen, sind steif und pfriemförmig zusammengerollt; in Größe und Habitus haben sie Ähnlichkeit mit unserem Triticum junceum. Die Oberseite des Blattes ist reichlich mit kleinen Papillen versehen, zwischen welchen geschützt die Spaltöffnungen liegen; diese sind übrigens auch auf der Unterseite zu finden, die eine sehr stark verdickte Kutikula hat. Die mechanischen Beläge der Gefäßbündel sind auch auffallend kräftig ausgebildet.

Zu der Dünenvegetation ist auch Tamarix gallica zu rechnen. Sie kommt aber nur in den wärmsten Gegenden Ceylons vor; sonst ist sie in Burma und Indien recht häufig. Selbst in dem heißesten Sande scheint sie gut zu gedeihen. Die Blätter sind sehr klein, schuppenartig und auf den jungen Sprossen ziegelförmig übereinander gelegt. Da die Spaltöffnungen nur auf der Oberseite vorkommen und diese dicht an der Unterseite des darüberstehenden Blattes anliegt, so sind sie sehr geschützt; durch eine tiefe Einsenkung wird einer zu starken Transpiration noch mehr vorgebeugt. An der Oberseite des Blattes finden sich Sekretionsdrüsen. Die Nervenenden sind von Speichertracheiden umgeben.

Bisweilen finden wir in unmittelbarer Nähe des Meeres ein kleines Gebüsch, das in der Regel aus Pemphis acidula, Salvadora persica und anderen Sträuchern besteht. Die Blätter der ersteren haben etwas eingesenkte Spaltöffnungen und eine verdickte Kutikula. Die zweite wird später beschrieben. Auf

solchen Stranden fand ich auf der kleinen, südindischen Insel Ramisseram Suriana maritima, einen 2 bis 4 Fuß hohen Strauch, der zu den Charakterpflanzen des tropischen Strandes gehört (auf Taf. IV, Fig. 26 d abgebildet). Die Blätter, besonders die jungen, sind dicht mit Haaren bekleidet, sonst zeigen sie keine Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung.

Ein Rückblick auf meine Untersuchungen über die Strandvegetation zeigt uns, daß diese Pflanzen auf denselben äußeren Reiz in höherem oder geringerem Grade reagieren. Je nachdem die Aufnahme des Wassers schwieriger oder leichter ist, treten Anpassungen gegen zu starke Transpiration hervor oder zurück; es besteht mit anderen Worten eine ganz auffallende Harmonie zwischen dem Bau der Strandpflanzen und ihren Lebensbedingungen.

Im Meere wurzeln die Mangrovebäume; sie leben dort unter schwierigen Verhältnissen; denn die Transpiration ist groß, und die Wasseraufnahme aus dem salzhaltigen Boden geht nur langsam vor sich. Es handelt sich jedoch hier nur um einen kurzen, vorübergehenden Wassermangel, da schon von der fünften bis sechsten Stunde des Nachmittags an die Verdunstung aufhört und erst am nächsten Morgen wieder einsetzt, so daß die Blätter während dieser Zeit ihre Turgescenz wieder erreichen und die beiden Reservoire, die Speichertracheiden und das Wassergewebe, sich wieder füllen können.

Auf dem feuchten, salzhaltigen Sandboden wächst eine von den Mangrovepflanzen durchaus verschiedene Vegetation, die jedoch aus demselben Grunde wie jene gegen Austrocknen der Blätter geschützt sein muß. Es treten deshalb bei ihr besondere Wasserreservoire auf, sonst zeigt sie keine weiteren Anpassungen, die hier Erwähnung verdienten. Je weniger salz-

haltig der Boden wird, um so verschiedenartiger erscheint nun die Pflanzendecke, aber die einzelnen Individuen zeigen in ihrer Anatomie nichts, was auf einen besonders schwierigen Kampf ums Dasein hindeuten könnte.

Die psammophilen Pflanzen zeigen uns wieder ein ganz neues Bild, ebenso die Bewohner der Tonerde.

Diese vier Formationen, die oft so nahe beieinander liegen, daß man sie alle im Laufe weniger Minuten besuchen kann, bilden jede eine vollständig geschlossene Vegetationsdecke, deren Charakterpflanzen systematisch durchaus verschieden sind. Und nicht das allein, sondern jede Genossenschaft hat auch anatomische Merkmale, die bei den anderen nicht vorhanden sind. Ich erinnere nur daran, daß die Mangrovebäume durchgehends eine mehrschichtige Epidermis haben, was bei anderen Strandpflanzen nicht der Fall ist; bei den Gewächsen auf der salzhaltigen Tonerde finden wir oft ein inneres Wassergewebe, bei den psammophilen eine sehr xerophytische Bauart, bei den Pflanzen des feuchten Sandstrandes dagegen keine auffallenden Schutzmittel gegen zu starke Transpiration. Wenn diese Nachbarformationen so scharf geschieden sind, so liegt dies sowohl an der chemischen Zusammensetzung wie an der physikalischen Beschaffenheit des Substrats.

Auch die Schutzmittel gegen das Austrocknen der Blätter, die bei den drei Formationen in ausgeprägtem Grade vorkommen, sind auf durchaus verschiedene Faktoren zurückzuführen. Die Bedeutung des Wassergewebes bei den Mangrovepflanzen habe ich schon erwähnt.

Bei der psammophilen Formation fordert die Trockenheit des Sandbodens xerophytische Anpassungen, die bei der Vegetation des feuchten Sandbodens überflüssig sind, weil das Grundwasser süß ist. Bei der Tonerdeformation sind die Schutzmittel unentbehrlich teils wegen des Salzgehaltes, teils wegen des häufigen Austrocknens des Bodens.

Es sind jedoch nur ganz bestimmte Pflanzen, die in der Nähe des Meeres wachsen können, andererseits vermögen verschiedene von den Charaktergewächsen ohne Chlornatrium nicht zu gedeihen. Hierdurch wird die halophytische Vegetation bis zu einem gewissen Grade begrenzt. Verschiedene Farne, Gramineen usw. sterben, wenn sie mit 0,3% Kochsalzlösung begossen werden, und sind schon aus diesem Grunde aus dem Bereich des Meeresstrandes ausgeschlossen.

Die tropische Strandvegetation zeigt aber doch trotz ihrer verschiedenartigen Elemente gewisse gemeinsame Merkmale; wir finden dieselben zwar auch bei der europäischen, doch nicht so ausgeprägt wie bei jener; denn die Verhältnisse der Tropen sind weit extremer.

Der Einfluß des Chlornatriums ist bei den meisten Strandpflanzen sehr auffallend; die Blätter sind durchgehends fleischig. Meine Kulturversuche mit verschiedenen Mangrovepflanzen in Peradeniya zeigten jedoch, daß dies nicht zum Wesen der Bäume gehört, sondern akzidenteller Natur ist; ohne Chlornatrium werden die Blätter viel dünner. Andererseits sind nicht alle Pflanzen gleich empfänglich für die Einwirkung des Chlornatrium. Launaea pinatifidae bleibt z. B. immer unverändert, sie mag in der nächsten Nähe des Meeres oder weiter entfernt wachsen.

Die Sukkulenz des Blattes ist unzweifelhaft ein Mittel zum Schutz gegen das Austrocknen. Da dieselbe bei vielen Pflanzen erscheint, sobald sie in kochsalzhaltigem Boden wachsen, bildet die Sukkulenz der Halophyten einen kräftigen Beweis für die Nägelische Lehre von der direkten Bewirkung.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß verschiedene Pflanzen, die sonst einen nicht allzu salzhaltigen Boden lieben, im Salzwasser gedeihen können, wenn sie im Schatten wachsen. Es hängt dies unzweifelhaft mit den Transpirationsbedingungen zusammen. Cyanotis fasciculata konnte z. B. das Begießen mit

einer 3,5% Chlornatriumlösung vertragen, solange sie in dem feuchten Treibhaus in Peradeniya (relative Feuchtigkeit 95) stand, während sie im Freien, wo die Luftfeuchtigkeit 60 war, kaum 2% vertragen konnte; sie zeigte im ersteren Falle kaum eine halb so große Verdunstung wie im letzteren

Schon Brick hebt hervor, daß Chlornatrium auf die Assimilation herabstimmend wirkt: so sollen Chlorophyll- und Stärkekörner bei den Halophyten nur schwach ausgebildet sein. Dies wird von verschiedenen Verfassern wiederholt. Hierzu ist jedoch zu bemerken, daß die Mangrovebäume das wundervollste Grün und große Chlorophyllmassen zeigen; ebenso strotzen die den Meeresboden durchziehenden Rhizome von Cymodocea serrulata geradezu von großen Stärkekörnern.

Warming beschreibt (l. c. 227) die Eigentümlichkeiten der Halophyten in Dänemark. Er sagt, daß die Blätter oft mehr oder weniger aufgerichtet und gewöhnlich sehr schmal oder linienförmig seien. Es ist dies wohl auch bisweilen in den Tropen der Fall z. B. bei Arthrocnemum, Suaeda, Sansevieria, verschiedenen Gramineen usw.). Aber im großen und ganzen bilden solche Merkmale doch eine Ausnahme; gerade bei verschiedenen Mangrovebäumen sind die Blätter sogar sehr breit. Wie Warming schon anführt, sind schmale Blätter und Blattlosigkeit besonders eigentümlich für Heide- und Wüstenpflanzen und andere an Trockenheit angepaßte Gewächse; sie werden als ein Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung aufgefaßt.

Beinahe alle Halophyten — sowohl die der Tonerde, wie die der Strandsandformation — haben nach Warming isolaterale Blätter, Palisadengewebe ringsum (wenn auch höher auf der Ober- als auf der Unterseite) und Spaltöffnungen auf beiden Seiten. So ist es nur selten auf dem tropischen Strande, auch nicht durchgehends bei den Mangrovebäumen (ausgenommen Lumnitzera).

Bei den dänischen Halophyten sind die meisten, wie auch

in den Tropen, ohne Haarbekleidung. Die Oberhaut ist nicht besonders verdickt oder kutikularisiert und die Spaltöffnungen liegen im Niveau der Oberfläche.

Warming sagt: „Besondere mechanische Gewebe in den Blättern fehlen vollständig, weil sie natürlich durch die Dicke und starke Turgeszenz des Parenchyms überflüssig gemacht werden.“ In den Tropen finden wir bei verschiedenen Halophyten große mechanische Beläge um die Gefäßbündel, außerdem subepidermale Rippen (so z. B. bei Sansevieria, Aleuropus lagopina und verschiedenen anderen Gramineen). Diese Vergleiche durch weitere Beispiele zu vervollständigen, würde jedoch zu weit führen.

d) Die Wälder des feuchten Tieflandes.

Im folgenden zitiere ich nach J. D. A. Vincent eine im Jahre 1883 in „Forest Administration of Ceylon“ veröffentlichte Liste der Hauptrepräsentanten der Wälder des feuchten Tieflandes (bis 1000 Fuß hinaufsteigend).

Von den angegebenen 59 Arten habe ich 38 (mit * bezeichnet) untersucht.

Dillenia indica	Canarium brunneum
„ retusa	Filicium decipiens
*Garcinia spicata	*Melia dubia
* „ echinocarpa	Walsura piscidia
*Calophyllum inophyllum	*Schleichera trijuga
*Mesua ferrea	*Mangifera zeylanica
*Doona zeylanica	Dalbergia frondosa
Vateria acuminata	Pterocarpus Marsupium
*Vatica Roxburghiana	*Pericopsis Mooniana
*Dipterocarpus zeylanicus	Cassia siamea
*Bombax malabaricum	*Adenanthera bicolor
*Eriodendron anfractuosum	Pygeum zeylanicum
*Canarium zeylanicum	*Carallia integerrima

*Terminalia glabra
* „ belerica
* „ Chebula
*Eugenia Gardneri
* „ aquea
* „ micrantha
*Barringtonia racemosa
*Lagerströmia flos reginae
*Homalium zeylanicum
*Canthium didymum
Morinda bracteata
*Chrysophyllum Roxburghi
*Bassia neriifolia
*Alstonia scholaris
Holarrhena mitis
Oroxylon indica
*Vitex Negundo
Vitex altissima
*Cinnamomum zeylanicum
*Myristica Iria
* „ laurifolia
*Litsaea tomentosa
*Gyrinops Walla
*Artocarpus nobilis
„ integrifolia
„ Lakoocha
Ficus laccifera
* „ infectoria
„ indica
Macaranga tomentosa
Croton laceiferum
Briedelia retusa
*Cycas circinalis

Über die Blattanatomie der Bäume der oben erwähnten Region ist folgendes zu bemerken:

Die Kutikula ist dünn, nicht dicker als bei unseren einheimischen Laubhölzern. Die Epidermiszellen sind klein und bilden nur eine Schicht. Ein subepidermales Wassergewebe ist also nicht vorhanden, ebenso wenig ein „inneres"; die Palisaden, die regelmäßig aus 2—3 Reihen bestehen schließen sich dicht an die Epidermis an. Die Blätter sind dorsiventral: ihre Spaltöffnungen befinden sich nur an der Unterseite und erscheinen nicht eingesenkt, sondern oft sogar etwas vorgeschoben. Die Enden der Gefäßbündel sind nicht von Speichertracheiden umgeben, sondern schließen in gewohnter Weise ab. Bei einigen Arten finden sich Schleimzellen im Innern des Gewebes, aber nur in solchen Fällen, wo dies überhaupt für die ganze Familie der betreffenden Art charakteristisch ist. Irgend welche Anpassungen selbst gegen vorübergehendes

Austrocknen kommen also nicht vor, und so lehrt uns schon die Anatomie, daß diese Formation nicht mit einer schwierigen Wasserversorgung zu kämpfen hat. Und zwar handelt es sich hier in vielen Fällen um endemische Arten, die in diesen Gegenden ihren ausschließlichen Verbreitungskreis haben. Besonders in der Nähe der bekannten Stadt Ratnapura, die in diesem Gebiete liegt, ist eine große Zahl von endemischen Bäumen — allein über 30 Dipterokarpeen (aus den Gattungen Dipterocarpus, Shorea, Doona, Vatica, Vateria usw.) — ausschließlich hier zu Hause; und gerade diese endemischen Arten zeigen gar keine Schutzmittel in der angeführten Richtung. Von den wenigen Ausnahmen ist Myristica laurifolia des Verzeichnisses zuerst zu erwähnen; sie hat eine verdickte Kutikula. Der Baum ist aber mit Unrecht von Vincent angeführt; denn spätere Untersuchungen von Trimen haben gezeigt, daß er noch in einer Höhe von 5000 Fuß wächst. Ebenso ist es bei Canthium didymum, das bis 4000 Fuß hoch steigt; diese Pflanzen unterscheiden sich von den übrigen dadurch, daß sie ein deutliches Wassergewebe besitzen; wie wir später sehen werden, ist dies gerade für die Blätter der Hochgebirgsbäume charakteristisch. Eine bemerkenswerte Ausnahme scheint nur Alstonia scholaris zu bilden, die zwar eine dünne Kutikula, aber eine zweischichtige Epidermis hat. Das Wahrscheinliche ist, daß dieser Baum eigentlich anderen Verhältnissen angepaßt ist. Schimper gibt (l. c. p. 125) an, daß es eine Strandpflanze sei. Junghuhn (l. c. I. p. 188) sagt: „Weniger allgemein, doch hier und dort wird Alstonia scholaris auf dem Mangroveboden angetroffen."

Ihre großartigste Entwickelung hat die Vegetation des feuchten Tieflandes in den großen Wäldern von Singhe-rajah. Mächtige, bis 150 Fuß hohe Bäume wachsen wie gewaltige Säulen nebeneinander; der Boden ist immer ganz feucht und steht an

vielen Stellen sogar unter Wasser. Das ganze Innere liegt in einem vollständigen Halbdunkel; denn die dichten Laubmassen lassen keine Sonnenstrahlen durchdringen. In keiner anderen Gegend Ceylons ist der Wald so reich an holzigen Lianen; sie ranken von Baum zu Baum, von Zweig zu Zweig in gewaltigen Bogenlinien. Sehr selten bilden sie Blätter, und noch seltener blühen sie im Waldschatten; erst wenn sie die Spitze des Baumes erreicht haben, kommen Blätter und Blüten zum Vorschein. Die Blätter der Lianen haben hier vollständig dieselben anatomischen Merkmale wie die der Bäume, die sie umgeben: die Kutikula ist dünn, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt und ein Wassergewebe fehlt. Selbst die Kalamusarten zeigen keine Neigung zur Ausbildung von Schutzmitteln, ebensowenig wie die auch hier wachsende Caryota urens, obgleich dies bei den Palmen sonst häufig der Fall ist. Besonders bei Kalamus wäre um so mehr ein etwas xerophytischer Bau zu erwarten, als das Wasser oft enorme Strecken geleitet werden muß. Die Kalamusarten erreichen bisweilen eine Länge von 800—1000 Fuß, und hierzu kommt noch, daß der Stengel trotz seiner enormen Laubkrone nur Federkiel- bis Handgelenkdicke besitzt. Auf Ceylon kommen 10 Kalamusarten vor; 8 von ihnen gehören der feuchten Zone an, von diesen sind wieder 7 endemisch. Von den beiden übrigen ist zu bemerken, daß Calamus Rotang der trockenen Zone angehört, aber dort auf feuchten Standorten vorkommt, während Calamus Thwaitesii sich mehr in dem Grenzgebiete findet und bis 2000 Fuß hinaufsteigt. Die Anatomie der Blätter dieser beiden Arten ist etwas abweichend; denn die Kutikula ist verdickt und die Spaltöffnungen kommen nur an der Unterseite vor.

Über das Klima des feuchten Tieflandes habe ich schon auf Seite 8 verschiedene Mitteilungen gemacht. Dieser Teil der Insel ist sehr feucht und hat sogar an einzelnen Stellen die enorme jährliche Regenhöhe von 4,50 m; die Regentage sind

ziemlich gleichmäßig verteilt. Die oben erwähnte Stadt Ratnapura hat z. B. durchschnittlich 218 Regentage im Jahre; im Februar kommen in der Regel nur 7—8 solcher Tage vor, aber in den übrigen Monaten um so mehr. Es ist eine große Seltenheit, daß in diesen Gegenden überhaupt nennenswerte Trockenperioden eintreten.

Wie in allen feuchten tropischen Gegenden sind die Bäume reichlich mit Epiphyten bedeckt, welche hauptsächlich aus Moosen, Farnen und Orchideen bestehen; da diese jedoch später in einem besonderen Abschnitte behandelt werden, so muß hier auf diesen verwiesen werden. Auf dem Boden findet sich auch eine reiche Vegetation von Gesneraceen, Rubiaceen usw. Sehr charakteristisch als Untergebüsch sind die Zingiberaceen. Obgleich sie keine holzigen Gewächse sind, machen sie sich in der Landschaft doch sehr bemerkbar, besonders durch ihre Höhe (8—12 Fuß) und durch die Größe ihrer Blätter, so daß man wohl sagen kann, sie bilden einen Wald im Walde. Die Zingiberaceen haben ein subepidermales Wassergewebe, was wohl mit ihrem wenig ausgedehnten Wurzelsystem in Korrelation zu setzen ist.

Auf offenen, schattenlosen Stellen findet sich in der Regel ein kleines Gebüsch von Sträuchern, die selbstredend gewisser Schutzmittel gegen Austrocknen nicht entbehren können. Häufig trifft man Gmelina asiatica, die auf Taf. VII Fig. 40 abgebildet ist; die Oberseite der Blätter hat eine recht stark verdickte Kutikula, die Unterseite ist mit kleinen Haaren dicht besetzt. Ohne Ausnahme findet sich an solchen Standorten Lantana aculeata, ohne Zweifel die verbreitetste Pflanze des feuchten Tieflandes. Ungefähr im Jahre 1824 wurde sie in Ceylon aus Amerika eingeführt und hat sich mit erstaunlicher Schnelligkeit eingebürgert. Der Strauch kann keinen Schatten vertragen, aber trotzdem wächst er nur in den feuchten Zonen und verschwindet ungefähr bei einer Höhe von 1100 m.

II. Das trockene Tiefland.

Diese Zone wird von Trimen als „The dry region“ bezeichnet; sie nimmt ungefähr $^4/_5$ von Ceylon ein und umfaßt die nördlichen Provinzen und den größeren Teil des Südens und Ostens. Die Region hat weder die reichste noch die mannigfaltigste Flora, aber unbedingt die interessanteste; denn in diesem Gebiete ist nicht allein die jährliche Regenmenge bedeutend geringer als in den anderen Teilen der Insel, sondern sie ist auch mehr oder weniger auf eine bestimmte Periode des Jahres beschränkt. Die allerdürrsten Gegenden, z. B. bei Mannar und Hambantota, bleiben das ganze Jahr hindurch mit Ausnahme von einem oder zwei Monaten vollständig oder beinahe regenlos. In Mannar ist die jährliche Regenmenge 76 cm (vergl. S. 7), und keine Gegend zeigt über 150 cm; aber der Regen fällt nur in einigen Monaten des Jahres, sonst herrscht Trockenzeit. Das Land ist flach; nur hier und dort bringen die großen isoliert dastehenden Gneisdome eine Abwechselung in die monotone Landschaft.

Der Charakter der Pflanzenwelt spricht sich in dem fast gänzlichen Mangel an Palmen, in der Kleinheit der Bäume und in dem häufigen Auftreten von stachel- und dornreichen Stauden aus. Aber auch durch ihr eigentümliches Aussehen liefert die Vegetation ein physiognomisches Merkmal, das der trockenen Region viel allgemeiner und in einem höheren Grade als der feuchten eigen ist. Die Blätter der Bäume oder Sträucher sind durchgehends lederartig oder filzig. Die Blüten sind nur in geringer Anzahl vorhanden und nur in seltenen Fällen durch leuchtende Farben auffallend. Kaum ist es möglich zu sagen, welche Bäume in dieser Zone die Herrschaft führen. In erster Linie ist Hemicyclia sepiaria, eine Euphorbiacee, zu erwähnen; es ist dies ein 8—9 Fuß hoher Baum mit einem knorrigen Stamm und lederartigen Blättern. In vielen Gegenden ist er

Baumgruppe aus dem trockenen Tieflande des nördlichen Ceylons Elephant-Paß. Da die Vegetation sehr unter dem Wassermangel zu leiden hat, erreichen die Bäume nur eine geringe Höhe und zeigen die verschiedensten Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung. Die wesentlichsten Bestandteile der Flora sind auf Seite 107 angegeben.

Nr. 2.

Ein Teil der Baumgruppe des ersten Bildes in vergrößertem Maßstabe. Die schirmförmige Ausbreitung der Laubkronen ist besonders charakteristisch.

zahlreicher als sämtliche anderen Bäume zusammen, dann ist er sehr genügsam und wächst oft auf dürftigem Boden. Allgemein verbreitet sind Pterospermum suberifolium und Nephelium Longana; sehr häufig finden sich auch Azadirachta indica, Holoptelea integrifolia, Bassia longifolia, Persea semecarpefolia, Diospyrus ovalifolia usw.

Unter den ausgezeichnetsten physiognomischen Formen dieser Zone bemerkt man auch wohl verschiedene Arten aus der feuchten Region, aber trotzdem zeigt die Flora von Nord-Ceylon viel größere Übereinstimmung mit der der gegenüberliegenden Teile von Indien als mit der Flora der feuchten Gegenden der Insel selbst. Schon der ganze Habitus der Gewächse ist ein anderer: Bäume, die unter günstigen Bedingungen 120—150 Fuß hoch werden, erscheinen hier als kleine, knorrige Sträucher, und die Bäume der Wälder erreichen nur eine Höhe von 30—50 Fuß. Ich habe bereits erwähnt, daß die Blätter durchgehends steif und lederartig sind; schon hieraus geht hervor, daß sie Schutzvorrichtungen gegen zu starke Transpiration ausgebildet haben; die Kutikula ist auch oft sehr verdickt, die Spaltöffnungen sind nicht selten eingesenkt; die Haarbekleidung ist reichlich. Viele besitzen außerdem ein Wassergewebe.

Wie in den meisten Gegenden mit trockenem Klima, sind auch hier viele Bäume mit großen Dornen oder Stacheln versehen, wie z. B. einige Capparis, Zizyphusarten, Azima tetracantha, verschiedene Akazien usw.

Der Eindruck des Unterholzes der Wälder der trockenen Zone ist durchaus verschieden von dem der feuchten Gegenden; krautartige Pflanzen sind hier selten anzutreffen, und es treten nur holzartige Stauden auf, die eine Höhe von 5 bis 10 Fuß erreichen. Besonders sind die Gattungen Memecylon, Phyllanthus, Croton, Ixora und Vitis vertreten. Trotz des trockenen Klimas und des Mangels an Humus — der dürre Boden ist nur von einer dünnen Schicht herabgefallener Blätter

bedeckt zeigen die Blätter gar keine besonderen Schutzmittel gegen zu starke Transpiration. Die Epidermisaußenwand ist nicht besonders verdickt; die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt usw. Durch den Schatten der großen Bäume sind sie vollständig gegen Wind und Sonnenschein geschützt, und der trockene Südwest-Monsun weht kräftig über die Baumkronen hin, ohne das dichte Laub durchdringen zu können; unter diesem natürlichen Schutzdach liegt das ganze Innere der Wälder in Ruhe, es bewegt sich kein Blatt.

An den offenen Plätzen finden sich dagegen verschiedene kleine Gewächse, die auffallend gegen zu starke Verdunstung gesichert sind: zu den gewöhnlichsten gehört Stenosiphonium Ruselliauum, ein Strauch mit steifen Blättern aus der Familie der Acanthaceen. Die Kutikula ist verdickt, die Spaltöffnungen sind eingesenkt, ein Wassergewebe ist vorhanden usw.; die jungen Sprosse, verdunsten wenig infolge ihrer kräftigen Filzbekleidung.

Gerade durch solche Arten werden wir daran erinnert, wie überaus vorsichtig man sein muß, wenn man aus dem anatomischen Bau einen Schluß auf die klimatischen Verhältnisse, unter welchen die Pflanzen leben, ziehen will. Nur wenn man die Wachstumsbedingungen kennt, wird man verstehen können, warum das Unterholz der trockenen Wälder keines Schutzes gegen zu starke Transpiration bedarf.

Andrerseits müssen wir bei den krautartigen Pflanzen an den offenen Plätzen die Vegetationszeit in Betracht ziehen; denn kaum hat die Regenzeit begonnen, so sprießen gleichzeitig Unmengen von einjährigen Pflanzen hervor; aus dem dürren Boden erheben sich saftvolle Gräser und die Vegetation ist jetzt einem bunten Blumengarten vergleichbar. Aber kaum eine Woche nach Beendigung der Regenzeit ist die Erde schon wieder trocken und hat das lebensfrische Aussehen vollständig eingebüßt. Die meisten Pflanzen sind gänzlich von der Oberfläche des Bodens

verschwunden, und bei den übrig gebliebenen zeigen sich bald die äußeren Merkmale der schwierigen Wasserversorgung; die Zahl der Blätter wird reduziert und das Wachstum sistiert. Einjährige Pflanzen werden bald eine große Seltenheit, sie verschwinden allmählich, und von den perennierenden Gewächsen finden sich nur noch solche, die mit besonderen Schutzmitteln gegen das Austrocknen versehen sind.

Es ist vielleicht überflüssig, zu bemerken, daß die Anatomie der Gewächse keine nennenswerten Besonderheiten aufweist, wenn, wie bei dem oben erwähnten Fall, die Vegetationszeit in die Regenperiode fällt; die kurze Lebensdauer macht spezielle Anpassungen überflüssig. Dagegen bieten gerade diese Pflanzen in biologischer und morphologischer Hinsicht Gelegenheit zu den verschiedensten Beobachtungen. Die Vegetation drängt sich in einen außerordentlich kurzen Zeitraum zusammen und beendet oft im Laufe von 2—3 Wochen die Phasen des Keimens, des Blühens und der Fruchtreife. Während sonst bei den tropischen Pflanzen die Bildung der vegetativen Organe vorherrschend ist und es bei ihnen für längere Zeit oft gar nicht zur Blütenbildung kommt, ist bei diesen Gewächsen, deren Erhaltung nur von der Samenbildung abhängig ist, die letztere das Wesentlichste, und die Bildung vegetativer Organe wird daher eingeschränkt. Schnell entwickeln sich die Samen, die während der trockenen Zeit unbeschadet ihrer Keimkraft in der Erde verbleiben, um bei dem nassen Monsun schnell emporzusprossen. Wenn ich von dem Mangel an blühenden Pflanzen gesprochen habe, so darf ich doch nicht vergessen, zu bemerken, daß man an den Binnenseen und den Brunnen (den sogenannten Thanks) das ganze Jahr hindurch eine blütenreiche Flora findet; selten fehlt hier Terminalia glabra, die übrigens auch an allen Flußufern vorkommt.

Zwischen dem Meeresstrande und dem eigentlichen Walde des Binnenlandes treten oft kleine Inseln von Sträuchern hervor.

Aus der beigefügten Abbildung kann man sich schon eine Vorstellung vom Aussehen derselben machen. Zu den Hauptrepräsentanten gehört Borassus flabellifer.

Diese Palme hat einen ausgeprägt xerophytischen Blattbau; mächtige mechanische Beläge um die Gefäßbündel und starke subepidermale Bastrippen deuten dies unverkennbar an; die Kutikula ist verdickt; die Spaltöffnungen sind eingesenkt usw. An dem Strande Nord-Ceylons tritt der Baum oft beherrschend auf und bedingt dann die Physiognomie der Landschaft, ähnlich wie im südlichen Teil die Kokospalme, mit der er den schlanken Wuchs gemein hat.

Weiter finden sich hier verschiedene Capparisarten, wie C. horrida, C. zeylanica, C. pedunculosa; die letztere ist auf Taf. VII, Fig. 37 abgebildet. Sie haben alle eine sehr starke Kutikula, mehr oder weniger eingesenkte Spaltöffnungen, und die Nervenenden sind von großen Speichertracheiden umgeben. Nicht weniger sind die Blätter von Cadaba indica (Taf. VI, Fig. 35) und C. trifoliata durch verdickte Kutikula, große Speichertracheiden usw. gegen zu starke Transpiration geschützt. Merua arenaria (Taf. VII, Fig. 39) mit isolateralen Blättern gehört gleichfalls zu den Haupttypen der allertrockensten Gegenden Ceylons und zeichnet sich besonders durch die großen Speichertracheiden aus. Maba buxifolia, Memexylon umbellatum, Carissa spinarum sind mit sehr verdickter Kutikula versehen; Mollugo oppositifolia, Erythroxylon monogynum, Azima tetracantha (Taf. VI, Fig. 36) u. a. haben eingesenkte Spaltöffnungen. Das Wassergewebe ist auch bei vielen ausgebildet, bei Ficus bengalensis und F. Trimeni ist es sogar 4—5 schichtig, das gewöhnliche ist jedoch ein- bis zweistufig wie bei Feronia elephantum und Holoptelea integrifolia.

Ich werde mich auf diese Angaben beschränken. Wie man sieht, kommen die verschiedensten Anpassungen vor; es finden

sich scheinbar aber auch Ausnahmen, Pflanzen, die keine von den gewöhnlichen Anpassungen gegen zu starke Transpiration zeigen[1]. Dies ist z. B. bei verschiedenen Acazien der Fall. Auf Taf. VI, Fig. 33 habe ich Dichrostachys cinerea abgebildet, einen Strauch, der auf dem trockensten Boden, in der brennendsten Hitze wächst, ganz wie Acacia tomentosa, und A. planifrons, die auf Taf. VI, Fig. 32 a und 32 b dargestellt sind. Mit Zizyphus jujuba, Azima tetracantha, Atalantia zeylanica und vielen anderen sehr stacheligen Sträuchern zeichnen sie sich durch ihr geselliges Vorkommen aus und setzen allein ganze Gebüsche von höchst eigentümlichem Aussehen zusammen; besonders die soeben erwähnte Acacia tomentosa besitzt gewaltige Dornen.

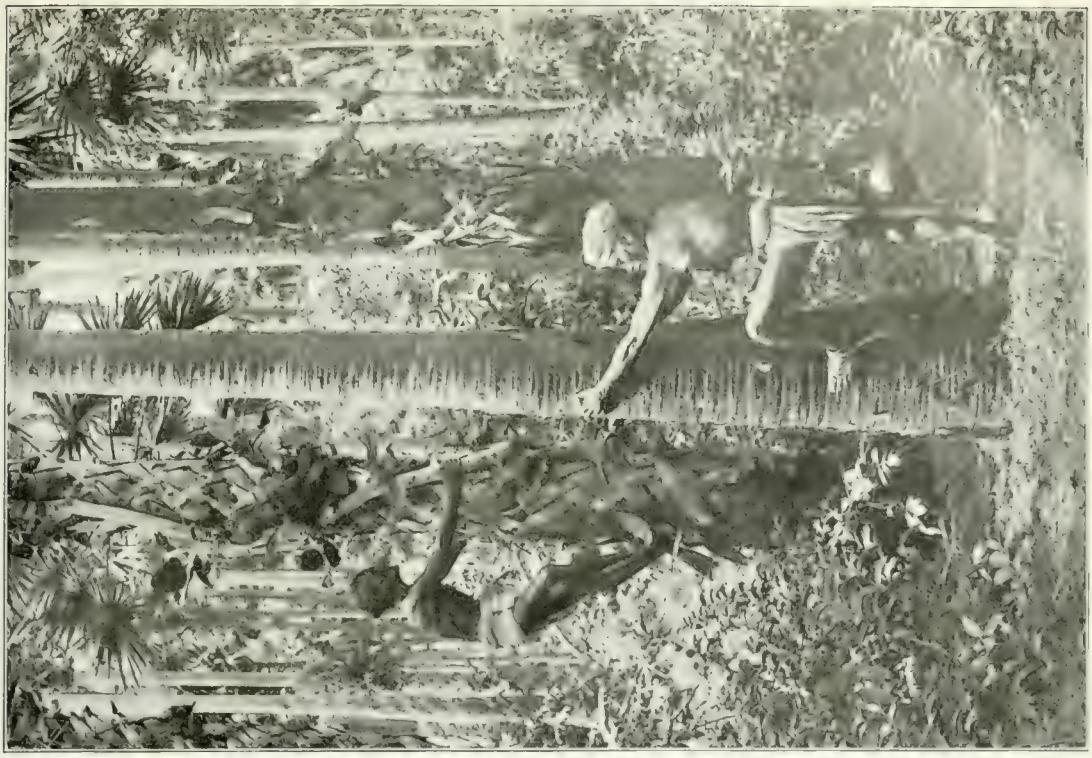
Über die klimatischen Verhältnisse dieser Gegenden habe ich schon berichtet (S. 41), es tritt jährlich eine mehrmonatliche Trockenzeit ein, und die mittlere Tagestemperatur in dieser Zeit beträgt 30° C.

Auf solchen ganz sandigen, wüstenartigen Stellen nicht zu weit vom Meere gesellt sich zu Borassus flabellifer gern Cassia fistula, deren goldgelbe Blütenschar schon von ferne leuchtet. Sie ist ein charakteristischer Strauch, der beinahe immer seine

1) Die Gruppen auf der Photographie aus Nordceylon bestehen hauptsächlich aus Acacia ferruginea, Albizzia amara, Aristida adscensionis, Bauhinia racemosa, Breynia patens, Carissa spinarum, Dichrostachys cinerea, Eugenia jambolana, Erythroxylon monogynum, Ficus bengalensis, F. Trimeni, Feronia elephantum, Fluegea Leucopyrus, Glycosmis pentaphylla, Gymnosporia emarginata, Gyrocarpus Jacquini, Ixora parviflora, Maba buxifolia, Memexylon umbellata, Mimusops hexandra, Randia dumetorum, Salvadora persica, Sapindus emarginatus, Zizyphus jujuba. Wo das Gebüsch dicht zusammengewebt ist, treten auch Kletter- und Schlingpflanzen auf, z. B. Abrus precatorius, Asparagus racemosus, Convolvulus parviflorus, Capparis horida und zeylanica, Derris scandens und parviflora, Euphorbia Tirucalli, Grewia populifolia (Taf. VII, Fig. 38), Hemidesmus indicus, Merua arenaria, Pentatropis microphylla, Rivea ornata, Tylophora flava, Vitis Linnaei und quadrangularis. Der Boden unter den Stämmen ist hauptsächlich besetzt von Atriplex repens, Calotropis gigantea, Epaltes divaricata, Hibiscus surratensis, Mollugo oppositifolia, Oldenlandia umbellata, Phönix pusilla, Sida carpinifolia, Striga euprasioides, Tamarix gallica, Tribulus terrestris, Vicoa auriculata.

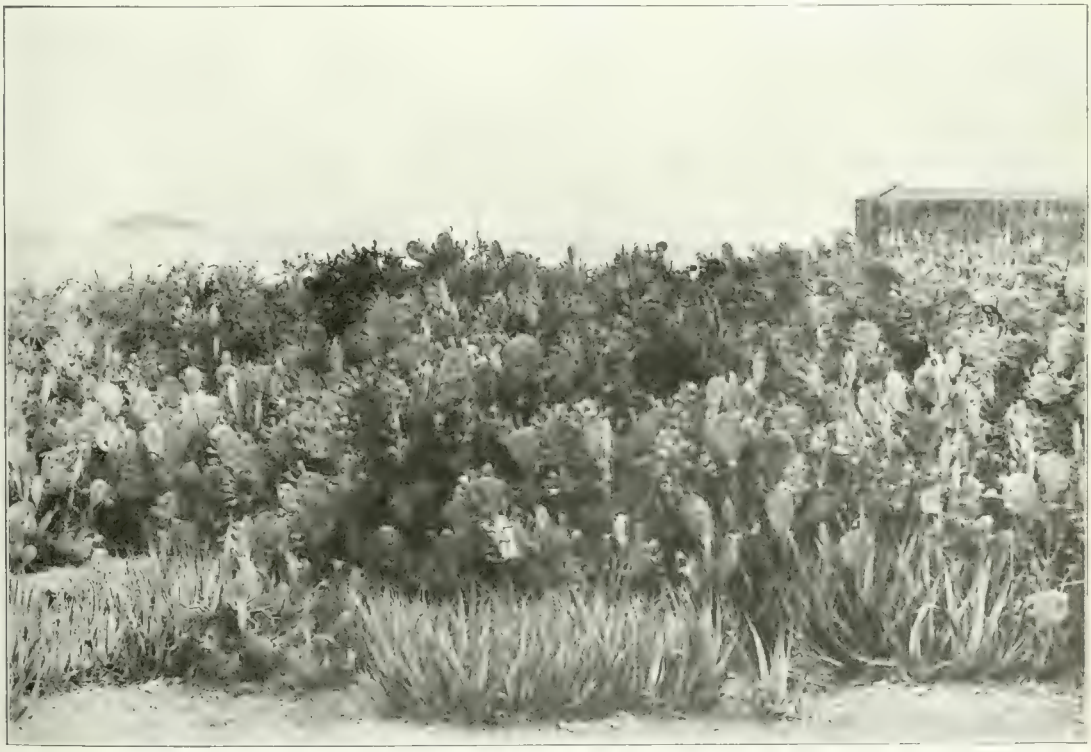
Blütenpracht zur Schau trägt; von allen Zweigen hängen die üppigsten Blumentrauben herab, die eine Abwechselung in den grauen Farbenton der Landschaft bringen. Cassia fistula zeigt gar keine Anpassungen gegen zu starke Transpiration; die Blätter sind auffallend dünn. Ich kann dies nur dadurch erklären, daß der Strauch sehr tiefgehende Wurzeln hat. Abgesehen von der kurzen Regenzeit ist der sandige Boden für die meisten Gewächse ein unbewohnbarer, toter Grund; besonders unter dem Borassus kommt es niemals zu einem nennenswerten Pflanzenwuchs, und es finden sich in dem brennenden Sande nur einige verkümmerte Gräser. Von diesen hebe ich besonders Aristida setacea, Chrysopogon montanus, Lopholepis ornithocephala hervor; letztere ist ein sehr seltenes kleines Gras, das wie die anderen die Anatomie eines Wüstengrases zeigt und besonders auf der Insel Mannar vorkommt. Der schattige Grund der Borassushaine ist aber sonst auf weite Strecken pflanzenleer und nur mit Sand und abgefallenen Palmenblättern bedeckt.

Gleich hinter den Hügeln der Dünen oder auch gerade vor ihnen, also da, wo der Sand noch nicht bis zu großer Tiefe ganz lose ist, finden sich besonders in Nord-Ceylon kleine Gruppen, bestehend aus: Opuntia Dillenii, Aloe vera, Sansevieria, zeylanica, Vitis quadrangularis, Ipomaea, Spinifex squarrosus u. a. Die meisten von diesen zeigen ganz ausgeprägte Anpassungen gegen zu starke Transpiration. Besonders ist dies bei Sansevieria zeylanica (Taf. V, Fig. 27) der Fall, einer Haemodoracee mit langen, steifen, schmalen Blättern. Die Zeichnung dürfte den Eindruck ihres Habitus wiedergeben. Das Rhizom ist weit kriechend, und die Wurzeln sind klein. Die Spaltöffnungen liegen tief eingesenkt, und wie kaum bei irgend einer anderen Pflanze auf Ceylon, ist die Kutikula sehr stark verdickt. Diese Schutzmittel in Verbindung mit den kräftigen, isolierten Bastgruppen, die das Blatt durchziehen, verleihen ihm eine ge-



Das Innere eines Palmyrahains. Links besteigt ein Tamil einen Palmbaum, der von der epiphytischen Ficus bengalensis befallen ist (vergl. S. 137). In den Blattbasen des rechts stehenden Baumes befinden sich verschiedene zufällig epiphytisch wachsende Pflanzen, wie sie auf Seite 140 beschrieben sind.

Nr. 4.



Charakteristisches Bild aus Nord-Ceylon (Insel Kaits); ungefähr 100 m vom Meere entfernt. Die Vegetation besteht nur aus Xerophyten. Die Hauptrepräsentanten sind auf Seite 108—111 beschrieben. Hier kann keine Pflanze die Trockenzeit überdauern, die nicht ausgeprägte Schutzmittel gegen zu starke Transpiration besitzt.

wisse Steifheit. Aus meinem Transpirationsversuche ging ja schon hervor, daß diese Pflanze überaus wenig verdunstet. Das Innere des Blattes besteht aus einem großzelligen, farblosen Parenchym, das wohl als Wasserreservoir dient. Das fingerdicke, weit umherkriechende Rhizom wird durch eine Korkschicht aus 10 – 15 Zellenschichten geschützt.

Opuntia Dillenii soll eigentlich aus Südamerika stammen und auf Ceylon erst seit den letzten Jahrhunderten wild wachsen. Sie ist jetzt überaus verbreitet und sucht mit Vorliebe trockene Orte und Wegeränder des Tieflandes auf. Besonders im Norden der Insel kommt sie oft in enormen Massen vor, nicht selten einige Fuß vom Meere entfernt, besonders mit Spinifex und Sanseveria zusammen. Über die Anatomie und meine Transpirationsversuche habe ich schon (Seite 18) berichtet.

Aloe vera v. littoralis soll auch nicht in Ceylon einheimisch sein; sie tritt aber in den trockenen Gegenden und besonders am Meeresstrande des Nordens so zahlreich auf, daß sie, glaube ich, jedenfalls das Bürgerrecht verdient. Auch mit dieser stellte ich, wie ich schon (Seite 19) angegeben habe. Transpirationsversuche an; die Anatomie des Blattes ist schon erwähnt. (Vergl. Taf. XIV Fig. 82—84.)

Vitis quadrangularis (Taf. IV, Fig. 26 c). Wie aus der beigefügten Zeichnung hervorgeht, ist dies eine Kletterpflanze mit Ranken; die Blätter sind herzförmig. Selbst auf den trockensten Standorten erreicht sie eine bedeutende Länge; ich habe dort Exemplare von 10—15 m gefunden. Auch in Peradeniya gedeiht sie sehr gut, obgleich sie in trockenen Gegenden zu Hause ist; sie entwickelt sich aber dort ganz verschieden. In dem relativ feuchten Klima Peradeniyas ist sie reich beblättert, während sie in den wüstenartigen Gegenden gar keine Blätter zeigt, jedenfalls nicht in der trockenen Zeit. In der Regenzeit werden wohl Blätter ausgebildet, sie fallen aber später ab,

und der chlorophyllführende Stengel übernimmt die Assimilation sowie die Transpiration. Ich werde den Unterschied weiter unten im Kapitel über „direkte Anpassung“ näher besprechen, möchte aber schon jetzt hervorheben, daß die Epidermis des Stengels an den trockenen Standorten eine dickere Kutikula hat als in Peradeniya. Die Blätter sind dünn und zeigen nichts Xerophytisches; im Stengel sind dagegen verschiedene Merkmale, die auf erschwerte Wasserversorgung hinweisen, wie z. B. die zahlreichen, großen Schleimbehälter.

An diese Gruppen von Xerophyten schließt sich sehr oft Phönix pusilla an, auch eine meiner Versuchspflanzen, deren Anatomie ich schon beschrieben habe (s. S. 15). Wie die anderen zeigt auch sie ausgeprägte Anpassungen gegen zu starke Verdunstung.

Euphorbia antiquorum kann ebenfalls in dieser Verbindung genannt werden, wenn sie auch nicht ausschließlich in der Nähe des Meeres wächst: sie liebt sonst Felsenabhänge, steinige Plätze usw. In den trockenen Wäldern im Innern von Ceylon ist sie besonders häufig; auf der Insel Jaffna bildet sie in einzelnen Teilen kleine Wälder und wird 30—40 Fuß hoch; sie ist überhaupt eine Charakterpflanze der trockenen Gegenden Ceylons. Schon die Anatomie von Euphorbia antiquorum zeigt uns, daß ihre Transpiration nicht bedeutend sein kann. Sie ist blattlos, oder die Blätter sind nur ganz rudimentär entwickelt. Die grünen, dreieckigen Sprosse sind mit Wachs überzogen: die Spaltöffnungen sind eingesenkt und die Außenwand der Epidermis, wenn auch nicht stark, so doch immerhin etwas verdickt; der Wachsbelag trägt besonders zur Herabsetzung der Verdunstung bei. Das innere Gewebe besteht aus großen, hellen Zellen mit dazwischen liegenden Milchsaftschläuchen. Der Baum transpiriert augenscheinlich sehr wenig, wie ich schon in meiner früheren Mitteilung (Sitzungsbericht der Berliner Akademie der Wissenschaften, Jahrg. 1902, S. 15) angegeben habe.

Strandbild aus Nord Ceylon, gleich hinter den Dünen aufgenommen. Nur ausgeprägte Xerophyten wie Opuntia, Spinifex, Aloe, Sansevieria u. a. können hier wachsen. (Vergl. Seite 89.)

Nr. 6.

Strandbild aus Nord-Ceylon. Hier tritt die Palmyrapalme beherrschend auf und bedingt den Charakter der Landschaft. Ein Teil vom Inneren des Haines ist auf Bild Nr. 3 dargestellt.

Salvadora persica (Taf. VI Fig. 34) kommt hier nur als ein kleiner Strauch vor, während sie landeinwärts eine Größe bis 40 Fuß erreicht und dann durch ihre hängenden Äste auffällt. Die 4—5 cm langen Blätter sind länglich-oval oder eiförmig, steif und fleischig. Die Kutikula ist ziemlich stark; da die Blätter isolateral gebaut sind, befinden sich die im übrigen nicht eingesenkten Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Die Gefäßendigungen sind von zahlreichen Speichertracheiden umgeben. In den Exemplaren aus Ceylon enden die Gefäßbündel in dem Wassergewebe, das die Mitte des Blattes einnimmt, und dessen unregelmäßige, polyedrische Zellen sich ziemlich lückenlos aneinanderschließen. Die Palisaden bestehen aus 3—4 Reihen, die nur hier und dort von großen kristallführenden Zellen unterbrochen werden. Unter der Epidermis befindet sich gleichfalls ein Wassergewebe von 1—2 Schichten.

Salvadora persica liebt sandige, trockene Standorte oder salzhaltigen Boden. Eine typische Strandpflanze ist sie jedoch nicht; denn in Indien wächst sie bis 1500 Fuß Meereshöhe.

Ich habe hier nur diejenigen Arten hervorgehoben, welche durch ihr massenhaftes, oft eng abgeschlossenes Vorkommen maßgebend sind. Es treten noch andere Bestandteile hinzu, die aber nicht zu den konstituierenden Elementen gerechnet werden können. Auch ist der Verbreitungskreis dieser Gewächse nicht ausschließlich auf diese Standorte begrenzt, sondern sie suchen überhaupt mit Vorliebe Orte auf, die einer schwierigen Wasserversorgung ausgesetzt sind. In ganz reinen Beständen — möchte ich sagen — sind die oben erwähnten Gewächse auf beigefügter Photographie dargestellt (Nr. 4).

Eine ausgeprägte, oft recht xerophytische Vegetation findet sich auf den kleineren Inseln, die an der nordwestlichen Küste von Ceylon liegen. Ein Wald im eigentlichen Sinne ist hier überhaupt nicht vorhanden, nur ein kleines Gebüsch und dazwischen Borassus flabellifer mit Ficusbäumen. Besonders ist

Acacia planifrons zu erwähnen. Sie bildet auf der Insel Mannar Wildnisse für sich, die große Strecken einnehmen und schwieriger zu durchdringen sind als der dichteste Urwald. Auf Taf. VI Fig. 32b habe ich einen Zweig von diesem stacheligen Strauch abgebildet.

Zu den Charakterbäumen auf der Insel Mannar zählt Adansonia digitata; sie erreicht nur eine Höhe von ungefähr 30 Fuß, dagegen einen Umkreis von 60 Fuß. Im übrigen knüpft sich kein weiteres Interesse an den Baum, da er angepflanzt ist und überhaupt in Ceylon nicht wildwachsend vorkommt. Sonst finden sich in diesen trockensten Gegenden sehr häufig Mischondon zeylanicus, Clausena indica, Stephegyne parviflora, Morinda tinctoria, Hibiscus collinus, Walsura piscida, Strychnos nux vomica, Pterospermum suberifolium und Eugenia bracteata.

Auffallend ist, daß in dieser warmen Zone sehr viele Bäume mit ausgebuchteten Blättern vorkommen. Eine Erscheinung, die ich im letzten Abschnitte dieses Buches näher bespreche. (Vergl. zu diesem Kapitel die Photographien und die dazu gehörenden Erklärungen.)

III. Das Hochland.

Die nächste Zone, die wir untersuchen wollen, erstreckt sich von 5000 Fuß aufwärts; in dieser Höhe beginnt die Hochgebirgsvegetation. Die meisten Berggipfel Ceylons (sogar der 8100 Fuß hohe Pedrotalagala) sind bis zur Spitze mit Wäldern bekleidet. Das Klima ist feucht und die Regenmenge an verschiedenen Stellen nicht geringer als in den feuchtesten Gegenden der vorher beschriebenen Zone. Die Bäume zeigen hier aber einen ganz anderen Habitus; sie sind klein und besitzen oft ein hartes Holz. Die Laubkrone wächst vorwiegend nach den Seiten zu; sie ist flach und breitet sich zu einem Schirme aus, in dessen fast ebener, horizontaler Oberfläche man alle Blätter und Blüten des Baumes zusammengedrängt erblickt.

Eine schirmförmige Ausbildung der Laubkrone fanden wir auch in den trockenen Gegenden Nord-Ceylons (vergl. Photographie Nr. 1 u. 2); dagegen habe ich sie nie bei den Bäumen gefunden, die ihre ausschließliche Verbreitung im feuchten Tieflande haben. Auch treffen wir in den Hochgebirgen dieselben knorrigen Formen wieder, die auf den kleinen Inseln so häufig waren. Noch überraschender ist die Ähnlichkeit der Blattformen mit denen des Trockengebietes: das Laub ist klein, rundlich, lederartig und oft ausgebuchtet. Die Übereinstimmung findet sich nicht allein in habitueller Beziehung, sondern auch in verschiedenen anatomischen Verhältnissen, wie z. B. im Vorhandensein des Wassergewebes.

Eine eigentlich kalte Zone hat Ceylon nicht; denn nirgends sind schneebedeckte Berggipfel. Wir können die höchst gelegenen Regionen eher Wolkenregionen nennen.

Die Mannigfaltigkeit der Bäume und die Zahl der Arten hat schon bedeutend abgenommen. Während wir z. B. in Singha-rajah oft meilenweit gehen können, ohne eine bestimmte Baumart wiederzufinden, wiederholt sie sich hier fortgesetzt; wir finden nirgends einen reinen Bestand derselben Baumart, und die Formation besteht aus den verschiedensten Vertretern, wie dies überhaupt in den Tropen meistens der Fall ist. Aber weil sie sich noch häufiger als in dem Tiefland wiederholen, wird die Physiognomie des Waldes deutlicher charakterisiert und einheitlicher. Wie in Nord-Ceylon, so erreichen auch hier die Bäume nur eine geringe Höhe, auf den Berggipfeln höchstens 20—30 Fuß. Sie sind alle bis auf ganz wenige Ausnahmen immergrün.

Ich gebe auch hier nach Mr. Vincents Bericht die Hauptvertreter der Bäume dieser Gegenden wieder:

Michelia nilagirica	Elaeocarpus obovatus
Calophyllum Walkerii	Ilex (2 Spezies)
Gordonia (3 Spezies)	Meliosma pungens

Semecarpus coriacea	Rhododendron arboreum
Pygeum Wightianum	Symplocos obtusa
Photinia Notoniana	„ laeta etc.
Sarcococa pruniformis	Olea Gardneri
Eugenia calophylla	Cinnamomum ovalifolium
„ rotundifolia	Actinodaphne (4 Spezies)
„ sclerophylla	Litsaea (5 Spezies)
„ mabaeoides etc.	

Wir wollen die Anatomie der Blätter der angegebenen Bäume näher untersuchen und dabei hauptsächlich auf das Wassergewebe achten.

Calophyllum Walkerii gehört zu den Charakterbäumen der Hochgebirgsgegenden (6000 Fuß und höher) und fällt sofort durch seine Höhe und prachtvolle Laubkrone auf. Da der Baum endemisch ist und nur in diesen Gegenden vorkommt, so ist es schon von vornherein wahrscheinlich, daß die Anatomie der Blätter eine unzweideutige Anpassung an die dort herrschenden Standortsverhältnisse aufweisen muß. Aus meiner Zeichnung Taf. XVI geht hervor, daß der Habitus der Blätter durchaus „alpin" ist. Sie sind durch die Höhe des Baumes der Einwirkung der Sonne und der dadurch bedingten Transpiration besonders ausgesetzt. Die Kutikula ist deshalb sehr verdickt; unter der Epidermis liegt ein sehr dickwandiges, mit zahlreichen Tüpfeln versehenes Wassergewebe. Hieran schließt sich ein beinahe lückenloses Palisadengewebe, das oft von großen Steinzellen durchbrochen wird. Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt.

Ich habe verschiedene von den Calophyllumarten Ceylons untersucht. Calophyllum bracteatum kommt in den feuchtesten Gegenden bis 1000 Fuß vor, hat eine ganz dünne Kutikula und kein Wassergewebe. Calophyllum Burmanni[1]) wächst ungefähr in derselben Zone und hat einen ähnlichen anatomi-

[1]) Wundervolle Exemplare wachsen nicht weit vom Strande bei Colombo.

schen Bau. Calophyllum cuneifolium kommt in dem niedrigsten Teil der Bergregionen (4000—5000 Fuß) vor; die Blätter sind rhomboidisch-lanzettförmig und nicht so steif wie bei Calophyllum Walkerii; bei ihm ist nur stellenweise ein Wassergewebe vorhanden, welches demgemäß eine nicht zusammenhängende subepidermale Schicht bildet. — Die hier gemachten Angaben sind um so bemerkenswerter, als sämtliche Arten endemisch und nur über ganz kleine Gebiete verbreitet sind.

Rhododendron arboreum gehört zu den verbreitetsten Bäumen des Hochlandes. Die herrlichen, großen, rot leuchtenden Blüten fallen einem jeden auf. Es wächst mit Vorliebe auf trockenen Standorten, wo die Wurzeln nur wenig Wasser zur Verfügung haben, und sehr oft an Stellen, wo die Sonne sehr stark wirkt. Deshalb muß der Baum nicht allein im allgemeinen xerophytisch gebaut, sondern auch gegen plötzlich eintretende Wasserabgabe geschützt sein. Die Kutikula ist stark verdickt, die Spaltöffnungen sind vollständig von Filzhaaren überdeckt, die Epidermis ist zweischichtig. Zum Vergleich habe ich Rhododendron ferrugineum aus der Schweiz und Rhododendron retusum aus dem Flußgebiet des Vulkans Gedé auf Java (ungefähr 9000 Fuß) beobachtet. Wie erstere wächst, ist allbekannt; letztere fand ich auf Java oft auf ganz feuchten Standorten. Beide Arten haben kein Wassergewebe, wenn auch Rhododendron retusum auffallend große Epidermiszellen besitzt. Bei Rhododendron ferrugineum befinden sich über den Nebennerven einige Zellen, die nicht grün sind, und die den Anschein eines Wassergewebes erwecken; über dem Hauptnerv ist die Zahl dieser hellen Zellen bedeutend größer und erscheint hier mäßig verdickt. Vergleichungen mit Rhododendron arboreum zeigen nun, daß das „Wassergewebe“ über den Nerven zu „I“-Trägern gehört, die von der einen Epidermis zu der anderen durchgehen, und die an die Gefäßbündel im Innern des Blattes

sich ansetzen. Wir finden hier alle Übergangsformen von ganz dünnwandigen Zellen bis zu stark verdickten.

Es ist angegeben worden, daß Rhododendron arboreum auch als Epiphyt wachsen kann; ich habe dies nie beobachtet, finde es aber nicht ausgeschlossen, da es oft an beinahe nackten Felsen vorkommt. Wie wir später zeigen werden, besitzen beinahe alle echten Epiphyten Wassergewebe. Durch seinen ausgeprägten xerophytischen Bau vermag sich Rhododendron arboreum oft an sehr trockenen Standorten zu halten und steigt zu den höchsten Gipfeln Ceylons hinauf (im Himalaya bis 10000 Fuß). Es nimmt an Standorten, wo es mit Wassermangel zu kämpfen hat, gern Krummholzform an; hat es dagegen genügend Feuchtigkeit, dann behält es die gewöhnliche aufgerichtete Form, wenn auch der Standort höher liegt als der soeben beschriebene.

Die Gattung Ilex ist auf Ceylon durch drei Arten vertreten. Zwei von diesen gehören dieser Zone an (Ilex Walkerii und Ilex denticulata, während die dritte (Ilex Wightiana) dem feuchten Tieflande zukommt. Letztere hat dicke, große, ovale, 6—13 cm lange Blätter, die schwach ausgerandet sind. In der Anatomie zeigt sich nichts Besonderes; die Blätter haben die gewöhnliche Struktur, wie wir sie schon bei den Tieflandbäumen beschrieben haben. Der Baum steigt bis 3000 Fuß.

An Ilex Walkerii knüpft sich ein größeres Interesse; ich besitze Exemplare von verschiedenen Standorten, eines aus der Zentralprovinz, in einer Höhe von 5000 Fuß gesammelt; die Blätter sind ungefähr 2,5 cm lang und akuminat. Eine zweite Form stammt von Horton Plains (7000 Fuß); die Blätter haben dieselbe Größe wie bei dem ersten Exemplar, aber sie sind an der Spitze ausgerandet. Bei beiden sind sie lederartig. Eine dritte Form mit viel kleineren und gleichfalls ausgebuchteten Blättern kommt auf den Berggipfeln vor (z. B. auf

Pedrotalagala, 8500 Fuß, oder auf dem bekannten hochgelegenen „World's End“).

Die erste Form (Nr. 88) lebte unter sehr günstigen Bedingungen und entwickelte sich zu einem Baum von 15—20 Fuß; Feuchtigkeit war in der Regel genügend vorhanden. Bei der zweiten waren die Lebensbedingungen schon ungünstiger, die Luft an Horton Plains (Nr. 89) ist zwar durchgehends ziemlich feucht, aber trotzdem kommen hier öfter Trockenperioden vor, wo die Wasserversorgung immerhin mit Schwierigkeiten verknüpft ist; deshalb findet sich diese Form auch auf den offenen savannenartigen Grasfeldern in Ceylon, wo zu gewissen Zeiten eine große Trockenheit herrscht. Eine dritte Form (Nr. 87) lebt unter sehr schwierigen Verhältnissen auf den Berggipfeln, wo nur wenig Humus und die Feuchtigkeit des Bodens sehr gering ist, da das Wasser schnell abfließt; und dazu kommt noch, daß der dort immer mehr oder weniger herrschende starke Wind zu sehr lebhafter Transpiration anregt.

Schon diese kurzen Bemerkungen über die Standsortsverhältnisse deuten an, wie die Anatomie der Blätter beschaffen sein wird.

Ich verweise auf meine Zeichnungen von zwei dieser Formen (Taf. XIV). Bei Nr. 88 ist die Kutikula nicht verdickt, und unter der Epidermis liegt ein Wassergewebe. Bei der Zwischenform ist die Kutikula dicker und die Anlage eines Wassergewebes nur angedeutet, da die subepidermale Schicht viel weniger Chlorophyll führt als die nächste Zellenreihe. Bei Nr. 87 ist die Kutikula stark verdickt und ein Wassergewebe nicht vorhanden.

Ilex denticulata ist mir in bezug auf die Standortsverhältnisse nicht näher bekannt. Ein Wassergewebe wird nicht gebildet, und die Kutikula ist unverdickt.

Michelia nilagirica gehört zu den gewöhnlichsten Waldbäumen besonders in der Zone von 4—5000 Fuß. Hier sind ihre Blätter lanzettförmig oder oval, auf Adams Peak (7500

Fuß, dagegen rundlich, kleiner und mit zurückgebogenem Rande. Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt, ein Wassergewebe ist vorhanden.

Die Gattung Symplocos ist durch 19 Spezies vertreten; von diesen sind 17 endemisch. Sie gehören nach Trimen alle den feuchten Gegenden teils des Tieflandes, teils der Gebirge an. Symplocos minor ist überaus häufig in den Hochgebirgen zwischen 7—8000 Fuß. Je nach den Höhenverhältnissen sind die Blätter steif und lederartig; die Kutikula ist oft sehr verdickt.

Symplocos spicata und obtusa sind sehr häufig bis 7000 Fuß; bei dem ersteren kommt das Wassergewebe stellenweise vor, bei dem letzteren ist es vollständig ausgebildet, oft sogar zweischichtig.

Die Gattung Elaeocarpus hat auf Ceylon 7 Spezies; von diesen sind vier endemisch, die alle in den montanen Regionen vorkommen. Ich habe von diesen letzteren E. obovatus, montanus und zeylanicus untersucht. Die beiden ersten (bei Nurvara-Eliya) haben ein mehrschichtiges Wassergewebe. Die dritte Spezies stammt aus der feuchten Gegend am Adams-Peak. Sie hat kein Wassergewebe. Diese drei Arten stehen einander übrigens sehr nahe. Elaeocarpus amoenus kommt zwischen 2000—5000 Fuß in den feuchten Gegenden vor. Die Blätter sind groß, die Kutikula ist sehr dünn, das Wassergewebe fehlt. Der endemische Elaeocarpus glandulifer wächst zwischen 2000—6000 Fuß; ich habe ihn nur einmal am Haggalla gesehen, er wuchs im Innern des feuchten Waldes. Die Kutikula ist dünn, und ein Wassergewebe ist nicht ausgebildet.

Von großem Interesse ist die Anacardiaceen-Gattung Semecarpus: sämtliche 13 Arten, die auf Ceylon vorkommen, sind endemisch. S. coriacea ist die einzige Art, die ausschließlich den montanen Gegenden angehört (von 4000 Fuß aufwärts); der Baum hat in den niedrigeren Zonen ziemlich große Blätter (bis 14 cm lang). Bei dieser Art ist ein Wassergewebe vor-

handen; dagegen nicht bei den übrigen 11[1]) (eine Art, S. lavigata, habe ich nicht untersucht). Von diesen kommen mit Ausnahme von S. coriacea 10 ausschließlich in dem feuchten Tieflande vor, wo ja das Wassergewebe bei den Bäumen fehlt, und eine S. obscura auch in den nördlichen trockenen Gegenden. Bei verschiedenen Arten finden wir eine sehr verdickte Kutikula und die mechanischen Belege der Blattbündel sind sehr groß, was wohl mit der Größe der Blätter zusammenhängt; bei S. subpeltata werden sie z. B. bis $^1/_2$ Meter lang.

Olea Gardneri ist nicht endemisch (kommt auch in Indien vor), hat kein Wassergewebe, unter der Epidermis der Oberseite beinahe zusammenhängende Reihen von Sklereiden, die hier und dort in das Blattgewebe hineinbiegen und sogar oft bis zur Unterseite durchgehen. Die feste Struktur des Blattes ist auf die Sklereiden zurückzuführen.

Pygeum Wightiana; Blätter dick, Kutikula etwas verdickt; Spaltöffnungen nicht eingesenkt, Wassergewebe vorhanden.

Photina Nonotiana steigt bis zu den höchsten Berggipfeln hinauf, die Epidermiszellen sind sehr groß, aber ein Wassergewebe wird nicht ausgebildet. Spaltöffnungen nicht eingesenkt.

Die drei letzten Bäume des Vincentschen Verzeichnisses gehören den Lauraceen an und haben alle mehr oder weniger lederartige Blätter; die Kutikula ist etwas verdickt, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt. Es scheint, als wenn die Lauraceen nur wenig Neigung zur Bildung von Wassergewebe haben[2]).

Cinnamomum ovalifolium hat kein Wassergewebe, Spaltöffnungen nicht eingesenkt.

[1]) S. nigro-viridis geht zwar bis 4000 Fuß, bleibt aber immer in den feuchten Zonen.

[2]) Solereder (l. c. S. 793) gibt an, daß die Gattung Beilschmiedia Hypoderm besitzt; bei der einzigen ceylonesischen Art, B. zeylanica, ist dies jedoch nicht der Fall.

Actinodaphne: Von dieser Gattung habe ich nur A. molochina und speciosa untersucht, die beide bis zu den höchsten Berggipfeln hinaufsteigen; die Kutikula ist sehr verdickt, und im Blattgewebe liegen zahlreiche Steinzellen. Spaltöffnungen nicht eingesenkt.

Die Lauraceengattung Cryptocarya ist durch C. Wightiana und C. membranacea auf Ceylon vertreten; die erstere geht bis 5000 Fuß hoch und besitzt ein Wassergewebe; die letztere wächst dagegen nur im feuchten Tieflande und hat keines.

Nicht weniger instruktiv sind die Eugeniaarten. Von den 43 Arten, die auf Ceylon vorkommen, sind 29 endemisch. Sie gehören teils dem feuchten Tieflande, teils den Hochgebirgsgegenden an. Schon habituell zeigen sie sehr große Unterschiede. Eugenia rotundifolia und sclerophylla, beide endemisch, kommen nur auf den Gipfeln der Berge vor und gehen nur bis 6000 Fuß herunter. Die Blätter sind rundlich und überaus lederartig. Die Kutikula ist sehr stark verdickt, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt. Das Schwammparenchym ist dünnwandig, aber auffallend mächtig, die Palisaden dagegen bilden nur eine Reihe. Im Blattgewebe liegen zahlreiche Steinzellen.

Einen Gegensatz bildet Eugenia bracteata, die nur an der Küste vorkommt, z. B. in der Nähe von Colombo, wo die Feuchtigkeit sehr groß ist. Bei dieser Art ist die Kutikula dünn, und Steinzellen werden nicht ausgebildet.

Eugenia Fergusoni, die auf offenen, sonnigen, aber feuchten Plätzen in den Hochgebirgen wächst, hat eine ganz dünne Kutikula; das Schwammparenchym ist auffallend dicht und beinahe lückenlos. E. spicata, die bis 2000 Fuß hinaufgeht, hat auch eine dünne Kutikula.

In verschiedenen Beziehungen sind die Eugeniaarten ganz ausgezeichnete Beispiele für die Übereinstimmung zwischen dem anatomischen Bau und den klimatischen Lebensbedingungen.

Man kann in den meisten Fällen schon nach den mikroskopischen Präparaten die Verhältnisse der Standorte angeben. Ist die Kutikula sehr verdickt, dann wissen wir schon im voraus, daß die Art in den Hochgebirgsgegenden zu Hause ist, und zwar an sehr trockenen Standorten. Je nach den Höhenverhältnissen finden wir die verschiedenen Abstufungen in bezug auf die Dicke der Kutikula, bis endlich bei den Arten in der Nähe des Meeres nur eine ganz dünne Kutikula vorhanden ist. Die Dichtigkeit des Schwammparenchyms ist auffallend größer bei den Arten, die im Sonnenschein, als bei denen, die im Waldschatten leben. Die Spaltöffnungen liegen bei allen Arten an der Oberfläche.

Wenn diese angegebenen Übereinstimmungen bei den Eugeniaarten so besonders ausgeprägt erscheinen, so liegt das wohl in erster Linie daran, daß die meisten von ihnen nur eine geringe Verbreitung haben, ja in vielen Fällen sogar endemisch sind. Es kommen daher keine Merkmale vor, von denen man annehmen könnte, daß sie unter anderen Verhältnissen zustande gekommen seien.

Wie schon gesagt, zeigen die Eugeniaarten auch in habitueller Hinsicht große Abweichungen, je nach dem Standort. Bei Eugenia rivulorum und cylindrica sind die Blätter 15 - 30 cm, bei E. sclerophylla und E. rotundifola 1 cm lang. Die ersteren wachsen in den feuchtesten Gegenden des Tieflandes; die letzteren dagegen in den Hochgebirgen, und zwar an Standorten, wo die Wasserversorgung sehr erschwert ist. Bei Eugenia mabaeoides nimmt die Größe der Blätter umgekehrt proportional mit der Höhe des Standortes ab. Bei 4000 Fuß sind die Blätter durchgehend 4 cm lang, auf dem Hacgalla dagegen nur 1,5; zugleich sind sie hier ganz rundlich geworden. Je höher wir steigen, um so mehr erscheinen auch die Ränder des Blattes zurückgebogen; dazu wird die Spitze mehr oder weniger ausgebuchtet. (Schöne Beispiele bieten E. sclerophylla, rotundifolia

und hypoleuca). Die Arten, die in den ganz feuchten Gegenden wachsen, zeigen gerade das Gegenteil. Die Blätter sind flach ausgebreitet und besitzen eine oft sehr lange Träufelspitze (E. rufo-fulva, micrantha usw.). Von Eugenia Mooniana habe ich Exemplare mit und ohne Träufelspitze, die ersteren von einem feuchten, schattigen Standort bei Haputala, die anderen von trockenem Boden.

Bei Eugenia subavenis, die zwischen 4000—6000 Fuß vorkommt, sind die Spaltöffnungen eingesenkt. Bei den Eugeniaarten Ceylons wird kein Wassergewebe ausgebildet, wie es überhaupt den sämtlichen Gattungen der ceylonischen Myrtaceen fehlt. Nur hat die soeben erwähnte E. subavenis auffallend große Epidermiszellen.

Litsea. Von dieser Gattung kommen verschiedene Arten im feuchten Tieflande vor; diese haben alle eine dünne Kutikula. Von den Gebirgsarten habe ich nur Litsea iteodaphne untersucht, die zwischen 4000—6000 Fuß wächst; ein Wassergewebe ist nur hier und dort ausgebildet, indem die Epidermis zweischichtig erscheint.

Der feuchte Untergrund besteht durchgehends aus Pflanzen mit ganz dünner Kutikula, hauptsächlich Farnen, Bambusarten, Scitamineen usw. Wir finden viele Gattungen, die uns schon aus der europäischen Flora bekannt sind, z. B. Ranunculus, Viola, Plantago, Rubus, Agrimonia, Heracleum usw. Mit Ausnahme der Scitamineen, die nur kleine Wurzeln haben, finden wir sehr selten Pflanzen mit Wassergeweben.

Nur auf den höchsten Berggipfeln nehmen die kleinen Pflanzen einen ganz alpinen Charakter an; besonders zeigen sie eine starke, sogar wollige Haarbekleidung, wie dies bei den verschiedenen Arten von Anaphalis der Fall ist. Als Beispiel habe ich A. brevifolia gezeichnet (Taf. X. Fig. 48).

Ich habe schon hervorgehoben, daß der physiognomische Charakter der ceylonischen Hochgebirgswälder ein ganz anderer

ist als der der Wälder im feuchten Tieflande. Wenn wir höher hinaufsteigen, gewinnen sie allmählich ein anderes Aussehen nicht allein deshalb, weil mit der abnehmenden Wärme viele tonangebende Bäume des Tieflandes (wie z. B. die Palmen) eliminiert werden, sondern weil die Bäume überhaupt hier einen anderen Charakter zeigen; die Formationen sind jedoch nicht scharf voneinander abgegrenzt, sondern fließen anfangs ineinander über. Während die Laubblätter in diesen beiden Zonen morphologisch durchaus verschieden sind, in einem Falle dünn und mit einer kürzeren oder längeren Träufelspitze versehen, in anderen Fällen dagegen dick, rundlich und klein, so finden wir manche Anklänge, welche unwillkürlich zu einer Parallele zwischen der Vegetation der trockenen Gegenden und der der Hochgebirge drängen. Die äußere Form der Blätter ist oft dieselbe; die habituelle Ähnlichkeit der Baumkronen erscheint um so auffallender, als in diesen beiden letztgenannten Zonen die schirmförmige Ausbreitung nicht selten vorkommt. Schon hieraus kann man schließen, daß sie zum Teil unter denselben Lebensbedingungen vegetieren: sie haben beide mit einer schwierigen Wasserversorgung zu kämpfen.

Auf den Gipfeln der Berge gedeiht oft eine artenreiche Krummholzvegetation, die gleichfalls vollständig dieselben Formen annimmt, wie wir sie schon früher bei gewissen Bäumen und Sträuchern, die am Meere wachsen, kennen gelernt haben; auch hier sind es wieder dieselben Faktoren, die wirksam gewesen sind. Nicht die Höhenverhältnisse sind ausschlaggebend gewesen, denn wir finden auf viel höher und günstiger gelegenen Plateaus noch einen normal entwickelten Baumbestand. Die Ursache der Verkrüppelung liegt vielmehr an dem Mangel an Humus und Feuchtigkeit des Bodens; das Wasser fließt sehr bald ab und nimmt auch den Humus, der sich gebildet hatte, mit fort; nur in den kleinen Spalten bleiben einige Reste zurück. Dazu kommt noch der Einfluß des Windes, durch den die Transpiration

gesteigert wird. Auf Taf. X., Fig. 49 ist ein Krummholzbaum von Osbeckia buxifolia abgebildet, der nach Mr. Nocks Angabe weit über 30 Jahre alt sein muß. Der Baum wuchs auf dem Gipfel von Hacgalla (ungefähr 7500 Fuß) und erreichte etwa 2 Fuß Höhe; der Stamm war beinahe an den Felsen gedrückt. Der Baum ist in $^1/_9$ der natürlichen Größe abgebildet. Ebenso verhielten sich Symplocos obtusa, Eugenia rotundifolia u. a., alle breiteten sich dicht über der Erde nach allen Seiten aus; und ihre Zweige schlossen sich zu einem grünen Teppich zusammen.

Die schirmförmige Ausbreitung der Laubkronen ist unzweifelhaft zuerst durch die klimatischen Faktoren bewirkt worden; bei vielen tropischen Bäumen ist sie aber gegenwärtig ein konstantes Merkmal und verschwindet nicht, wenn sie unter anderen Bedingungen kultiviert werden.

Diese habituelle Ähnlichkeit zwischen den Bäumen der Hochgebirge und der trockenen Gegenden weist schon darauf hin, daß gewisse gemeinsame Lebensbedingungen an beiden Standorten bestehen, die es erklärlich machen, daß an so extremen Standorten dieselben Pflanzen gedeihen. In den höher gelegenen Gegenden (über 5000 Fuß) findet sich z. B. ganz allgemein der Strauch Rhodomyrtus tomentosus (Taf. IX, Fig. 46); von diesem teilt Trimen mit: „in Malacca fand ich diesen reichlich auf dem sandigen Meeresstrande, aber in Ceylon ist er ausschließlich Gebirgspflanze" (Trimens Flora II., p. 166).

Ähnliche Erscheinungen sind auch von anderen Gegenden bekannt; so erwähnt Battandier[1]) eine Anzahl von Pflanzen, die nur auf den alpinen Gipfeln des Atlas oder am Meeresstrande vorkommen.

[1]) Battandier, Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces. Bulletin de la Société botanique de France 1887, S. 193.

In anderen Fällen sind dieselben Arten am Strande und in den Gebirgen durch dieselben Varietäten vertreten.

Von ähnlichen Beziehungen zwischen halophytischen und epiphytischen Pflanzen hat nach Schimper auch die malayische Flora verschiedene Beispiele aufzuweisen; so wächst Ficus diversifolia entweder als Halophyt oder als Epiphyt. Diese Angabe stimmt jedoch nicht für die Varietät F. div. lutescens, die nach Hookers Flora (V, p. 530) in Pereak in einer Höhe von 4 – 5000 Fuß entweder terrestrisch oder epiphytisch vorkommt.

Dodonea viscosa tritt nach Schimper in Java nur als Strandpflanze, in den trockenen Hochgebirgssavannen Ostjavas aber in einer mehr großblättrigen Form subalpin auf. Auf Ceylon kommt dieser Strauch bis zu einer Höhe von 4000 Fuß vor, ist sonst aber hier nicht an bestimmte Zonen gebunden.

Übrigens haben wir ein gutes Beispiel an unserer einheimischen Plantago maritima, die ja als Halophyt auf dem Strande, in den Salinen und außerdem auch in den Hochgebirgen vorkommt.

Patanas.

Zu den Vegetations-Formationen der Gebirgsgegenden gehören auch die sogenannten Patanas. Es sind dies offene Flächen, die mit den Savannen oder Campos Amerikas verglichen werden können. Sie sind hauptsächlich mit Gras bewachsen, das allerdings keine bedeutende Höhe erreicht (höchstens 1—2 Fuß). Die Patanas bieten deshalb ein ganz anderes Bild als die bekannten Alangalangfelder auf Java, die hauptsächlich aus den über mannshohen Exemplaren von Imperata arundinacea bestehen.

Man unterscheidet zwischen den feuchten und den trockenen Patanas. Die letzteren sind in ihrer Erscheinung sehr charakteristisch in dem Uvadistrikt in einer Höhe von 2000—4500 Fuß.

Den größeren Teil des Jahres stehen die trockenen Patanas vollständig dürr da, trostlos eintönig in jeder Beziehung; eine drückende Hitze herrscht in der Mittagszeit; nur einige Bäume bilden hier und dort eine bescheidene Abwechselung, überall tritt der dürre, harte Boden zutage. Stundenlang kann man über die Patanas fortschreiten, ohne eine blühende Pflanze zu finden — bis man unvermutet von einigen Exemplaren der wundervollen Gentianee Exacum macranthum mit den herrlichen, blauen Blüten begrüßt wird.

Ohne mich jedoch auf die Einzelheiten einzulassen, führe ich nur an, daß die Vegetation bei dem Dorfe Bandarawalla (ungefähr 4500 Fuß hoch gelegen) wohl als typisch für den größeren Teil der Uvapatanas betrachtet werden kann. In der Zeit von Mitte Januar bis September fällt durchschnittlich ungefähr 63 cm Regen, verteilt auf etwa 30 Tage. Der Nordostmonsun von Mitte Oktober bis Mitte Januar führt dagegen viel Feuchtigkeit mit sich; nach kurzer Zeit sieht man im Oktober die ganze Fläche frisch und grün. Aber schon in den letzten Tagen des Januar welken die Pflanzen auf den Patanas mit unglaublicher Schnelligkeit dahin; vor wenigen Tagen noch mit Tausenden von Blüten bedeckt, sind jetzt die Flächen verdorrt, und wenn in der ersten Zeit hier und da an Stelle der abgeblühten Pflanzen neue erscheinen, so dauert es doch nicht lange, bis das grüne, lebensfrische Bild total verschwindet. Die Patanas erscheinen jetzt gelb und vertrocknet, und die ganze Vegetation zeigt die Folgen einer ungenügenden Wasserversorgung. Auf nicht allzu trockenen Standorten finden wir noch einige Pflanzen, die uns an den Reichtum der feuchten Periode erinnern, wie z. B. Zornia diphylla, eine kleine, einjährige Leguminose, die zwischen dem vertrockneten Gras hinkriecht, das herrliche, schon erwähnte, gleichfalls einjährige Exacum macranthum und die zierliche, kleine Wahlenbergia gracilis (Taf. IX, Fig. 15), die an unsere heimatlichen Campanulaarten erinnert; sehr allgemein sind auch

Heylandia latebrosa (Taf. XI, Fig. 53), Erigeron canadensis, Vernonia Wightiana, Knoxia platycarpa und Anaphalis oblonga.

Zu den allerletzten der Zurückgebliebenen gehört in der Regel Cyanotis fasciculata (Taf. VII, Fig. 41), welche die allertrockensten Standorte liebt, wo sich nur xerophytische Gramineen behaupten können. Sie besitzt nämlich ein mächtiges Wassergewebe, zeigt aber sonst gar keine Schutzmittel gegen das Austrocknen, ja selbst die Gefäßbündel sind nicht von mechanischen Zellen umgeben (Taf. XII, Fig. 71), und trotzdem bleibt diese Pflanze monatelang nach dem Aufhören der Regenzeit ganz turgeszent; die Wurzeln sind sehr klein und dienen in der Zeit, wo die Erde ganz ausgetrocknet ist, hauptsächlich als Befestigungsmittel. Gerade bei dieser Pflanze fiel es mir auf, welche große Rolle die Taubildung spielt. Nachmittags zeigten die Exemplare alle Zeichen von Erschlaffung durch zu starke Transpiration, aber am nächsten Morgen waren sie wieder frisch, und von den langen Haaren, die das Blatt bedecken, wurden die zahlreichen, großen Tautropfen festgehalten. Aber schließlich verschwindet auch Cyanotis fasciculata, und nur einige Gramineen bleiben übrig.

Von diesen sind in erster Linie Apocopis Wighti neben Anthistiria tremula anzuführen, die eine Höhe von $^1/_2$—1 Fuß erreichen; eine große Rolle spielen auch Andropogon Nardus, Pollinia Cumingii, Paspalum longiflorum und Heteropogon concinus.

Paspalum longiflorum bildet auf den trockensten Patanas dieselbe Modifikation (filiculme) wie am Strande. An beiden Standorten ist die Wasserversorgung schwierig; daher sind auch (jedenfalls auf den Patanas und am Meeresstrande) die Epidermiszellen auffallend groß. Im letzten Abschnitt komme ich hierauf zurück (vergl. Taf. XI, Fig. 52).

Ein prächtiges Gras nach der Regenzeit ist Anthistiria tremula; mit seinen breiten, undurchdringlichen Polstern von dürren Blättern überzieht es in der Trockenperiode die Patanas und bietet, lange nachdem der Regen aufgehört hat, in seinem Rasen einer großen Zahl Patanaspflanzen Schutz. Da die oberirdischen Teile von Anthistiria tremula nicht die Trockenzeit überdauern, so ist der Bau der Blätter demgemäß nicht xerophytisch; doch sind die Epidermiszellen sehr groß.

Unter ähnlichen Verhältnissen wächst auch Heteropogon concinnus; im anatomischen Bau der Blätter stimmt es auch mit dem vorhergehenden überein, nur ist die Mittelrippe sehr kräftig, wie dies bei Savanengräsern oft der Fall ist.

Auf weit trockenerem Boden kann Apocopis Wightii noch fortkommen, was uns auch die Blattanatomie verständlich macht; die Epidermiszellen sind sehr groß; die kleinen Zellen des Leptoms deuten auf eine Neigung zum xerophytischen Bau, noch viel mehr die Einkerbungen auf der Unterseite des Blattes.

Ausgeprägt xerophytisch ist Andropogon Nardus, der nur sehr trockene Standorte aufsucht; er bleibt auch während der Trockenzeit ziemlich frisch, während die anderen Gräser ringsum schon längst verdorrt sind. Die Epidermis ist großzellig und mehrschichtig (Taf. XIII, Fig. 64). Die Kutikula ist stark verdickt, und auf der Unterseite finden sich die bekannten rillenförmigen Vertiefungen der xerophytischen Gramineen.

Die Patanas sind beinahe baumlos; nur Careya arborea und Phyllanthus emblica bieten hier und dort eine Abwechselung in den großen Flächen. Erstere wächst zwischen 3000—4500 Fuß und wird als Patanaseiche bezeichnet, weil die Blätter eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der europäischen Quercusarten besitzen. Während diese aber auch an anderen Standorten wächst, ist Phyllanthus emblica nur auf den Patanas zu finden (von 3000

Fuß ab). Sie haben beide Laubfall und werden deshalb später noch näher zu besprechen sein.

In den Tälern hier und dort, die von einem Bach durchzogen werden und reich an Feuchtigkeit und Humus sind, bilden sich kleinere Wälder. Da diese jedoch mit den Patanas eigentlich nichts gemein haben, sind sie für uns ohne Interesse.

In der Trockenzeit verlieren also beinahe alle Gewächse entweder ihre Blätter, oder ihre oberirdischen Teile vertrocknen vollständig (abgesehen von den einjährigen Pflanzen, die ganz absterben). Es leuchtet daher ein, daß nur wenige xerophytisch gebaut sind; ich kenne nur die oben erwähnten Gräser. Ebenso wird die Ausbildung eines Wassergewebes bei den echten Patanaspflanzen durchaus überflüssig; in der Tat finden wir ein solches auch nur bei Gewächsen, die außerdem anderswo vorkommen, wie z. B. bei Rhododendron arboreum, das in einer Höhe von 6000 Fuß ab oft auf den Patanas wächst. Da der Baum, wie ich schon früher mitgeteilt habe, sehr xerophytisch gebaut ist, so kann er hier immer seine Blätter behalten. Auch Pteris aquilina hat auf Ceylon Wassergewebe; gerade hierdurch ist es wahrscheinlich der Pflanze möglich, sich trotz der dünnen, nicht xerophytisch gebauten Blätter noch einige Zeit nach dem Eintreten der Trockenperiode zu halten.

Von 5000 Fuß ab findet sich auf den Patanas eine große Anzahl von Pflanzen, die aus Europa eingeführt sind, wie z. B. Oxalis corniculata, Verbascum Thapsus, Erigeron canadense, Poa annua u. a. Sie gedeihen gut und haben zum Teil eine bedeutende Verbreitung. In der Anatomie wie im Habitus haben sie sich auf Ceylon nicht verändert, was auch erklärlich ist, da sie alle einjährig sind und nur in der Regenzeit, oder solange sie genügende Feuchtigkeit haben, vegetieren.

Es gibt aber auch feuchte Patanas, die mit unseren Mooren vergleichbar und hauptsächlich von Cyperaceen, Gramineen und Sphagnum bewachsen sind. Als eine Charakterpflanze dieser

Formation ist Hedyotis verticillaris zu erwähnen. Wie meine Zeichnung zeigt (Taf. IX, Fig. 44), sind die Blätter zu einer Rosette angeordnet; hierdurch wird ein Tütchen gebildet, das immer mit Wasser gefüllt ist. An dem unteren Teil der inneren Blätter sind zahlreiche Drüsen ausgebildet, die wahrscheinlich die im Wasser aufgelösten organischen Bestandteile aufnehmen. In dem Wasser können immer zahlreiche Maden und Insekten wahrgenommen werden. Zu den gewöhnlichen Erscheinungen auf den Mooren gehören auch Anotis nummularia, Valeriana Moonii, Dipsacus Walkerii u. a. Da die Pflanzen, die auf den feuchten Patanas vorkommen, immer genügend Feuchtigkeit haben, so zeigen sie keine xerophytischen Anpassungen.

Von den eigentlichen Patanaspflanzen haben nur die früher erwähnten Gramineen einen xerophytischen Bau.

Wie auf den Savannen und Campos und überhaupt auf den größeren Grasflächen, die in den meisten tropischen und subtropischen Ländern vorkommen, so werden auch auf den Patanas einige Zeit nach dem Eintreten der Trockenperiode die Grasflächen in Brand gesteckt, um hierdurch später die Weide zu verbessern. Alle Pflanzen und Halbsträucher werden von dem nach und nach um sich greifenden Feuer verzehrt; von den Bäumen werden die Blätter durch die Hitze ausgetrocknet, und die Rinde verkohlt. Das Rhododendron steht nach einem solchen Brande blattlos oder mit versengtem Laube da.

Diese eigentümlichen Verhältnisse haben in verschiedenen Beziehungen auch in die Lebensweise und Morphologie der Patanaspflanzen eingegriffen. Wie Warming für die Campos angibt, sind auch hier durch das Abbrennen die Existenzbedingungen der einjährigen Gewächse sehr bedroht, die nach ihm dort 5—6% ausmachen, welche Zahl auch für die Patanas zutreffen mag.

Die Polsterform, die bei den meisten Gramineen der Patanas vorkommt (vergl. Taf. IX, Fig. 47 und Figurenerklärung), steht

vielleicht mit den Bränden in unmittelbarem Zusammenhange, ebenso die Bildung von großen, verholzten unterirdischen Organen, die einem vollständigen Verbrennen widerstehen können.

Übrigens brauche ich hier nicht weiter auf die Patanaspflanzen einzugehen, da H. H. W. Pearson in seiner „Botany of the Ceylon Patanas“ [1]) diese Vegetation ausführlich beschrieben hat.

IV. Epiphyten und Lianen

kommen in der Regel in denselben Wäldern zur größten Entfaltung, wie sie auch oft zu den gemeinsamen Begleiterscheinungen der feuchten tropischen Gegenden gehören. Ich habe schon erwähnt, daß Epiphyten in den trockenen Provinzen Ceylons nur in sehr geringer Zahl vorhanden sind; ja selbst die Moose und die Lichenen, die sonst so reichlich die Baumstämme der Urwälder bewachsen, kommen nur sehr selten vor.

Auch die Schlingpflanzen sind hier schwach vertreten. Ich erwähne die wichtigsten, wenn ich die Gattungen Vitis, Derris und Ventillago angebe. Von diesen finden sich meistens nur die unscheinbareren Arten; die großen, holzigen Formen, deren kolossale Laubmassen man in den feuchten Wäldern oftmals über alle Bäume emporragen sieht, fehlen hier vollständig. Hierdurch erhalten diese Wälder einen ganz besonderen Charakter; die Schlinggewächse beschränken sich nur auf das Unterholz.

In seinem bekannten Buche über Lagoa Santa erwähnt Warming, daß in der Camposvegetation sich nur eine geringe Zahl von Schlingpflanzen findet, und zwar nur krautartige mit langen, schwachen Stengeln, während solche mit holzigem Stamm vollständig fehlen. Die Veranlassung hierzu glaubt Warming in dem Umstand suchen zu müssen, daß die

[1]) Journal of the Linnean society, Bd. 34 (1898–1900) p. 300.

Lianen überhaupt in den Wäldern zu Hause sind, wo Lichtmangel herrscht; das Lichtbedürfnis hat erst die Lianen mit ihren langen Sprossen hervorgebracht.

Einem jeden, der die großen tropischen Urwälder gesehen hat, wird es aufgefallen sein, daß die Klettergewächse mehr als alle übrigen Pflanzen aufwärts zum Lichte streben. Selten oder nie blühen sie im Dunkel der Wälder, und nur selten bilden sich dort Blätter. Erst in den Baumkronen gedeihen sie unter dem Einfluß des Lichtes und der freien Luft; hier bringen sie die enormen Blattmassen hervor und bedecken die Baumgipfel ganz und gar mit Blüten. Hieraus sehen wir, wie abhängig die Lianen vom Lichte sind. Wir können uns auch ihre Entstehungsweise erklären; aber die Verbreitungsfrage wird uns hierdurch nicht verständlicher; denn die meisten Pflanzen sind unter ganz anderen Verhältnissen entstanden, als ihre jetzigen Lebensbedingungen im Einwanderungsgebiet vermuten lassen, und prinzipiell steht nichts im Wege, daß die Lianen, wenn sie im dunkelsten Walde entstanden sind, auch auf hellen Standorten vorkommen können.

Die tropischen Wälder mit den höchsten Bäumen sind auch die feuchtesten; wenn daher die großen Lianen gerade hier vorkommen, so werden sie sich feuchten Verhältnissen angepaßt und ihre ganze Anatomie hiermit in Übereinstimmung gebracht haben.

Die Wälder in den trockenen Gegenden Ceylons bestehen aus Bäumen, die 40—50 Fuß hoch werden; sie sind alle von gleicher Größe und bilden eine dichte Masse; in ihrem Innern ist es sehr dunkel, aber trotzdem ist der Mangel an Schlingpflanzen auffallend. In den Wäldern des Hochlandes (über 5000 Fuß), die vielleicht nicht so dunkel, aber feucht sind, sind sie viel zahlreicher vertreten. Aber sowohl auf Ceylon wie auf Java habe ich immer gefunden, daß die Schlinggewächse nirgends zahlreicher vorkommen als in den Zonen, wo die häufigsten

Regen fallen; nur hier finden sie ihre größte Entfaltung, und nur hier entwickeln sie auch die größte Mannigfaltigkeit der Formen.

Wir haben gesehen, daß auf den ceylonischen Campos, den sogenannten Patanas, sich verschiedene Schlinggewächse mit verholzten Stengeln entwickeln, und daß in den kleinen Gebüschen in der Nähe des Meeres eine große Zahl von Lianen vorkommen, obgleich sie den ganzen Tag überall dem grellsten Sonnenlicht ausgesetzt sind.

Die geographische Verteilung der Epiphyten steht nach Schimper in engem Zusammenhange mit den Feuchtigkeitsverhältnissen[1]).

Den größten Reichtum an solchen finden wir auch auf Ceylon in den ganz feuchten Wäldern. Aber es wäre durchaus unrichtig anzunehmen, daß allein die Feuchtigkeit maßgebend ist; einige Epiphyten kommen z. B. nur in dem feuchten Tieflande, andere nur in den höher gelegenen Zonen (Peperomia confusa von 3000 Fuß ab) und wieder andere nur in den trockenen Gegenden vor.

Unter den Epiphyten findet sich eine große Anzahl von Farnen. Zu den gewöhnlichsten gehören in dem feuchten Tieflande Asplenium Nidus und Pleopeltis quercifolia (Taf. VII, Fig. 42e), die ich beide im Abschnitt über Transpiration erwähnt habe. Sie besitzen Wassergewebe und wachsen mehr oder weniger im Schatten. Recht interessant sind die beiden sich nahestehenden Farne Nephrolepis lanceolatus und N. fissus. Der erstere kommt in Peradeniya häufig auf den Bäumen vor, oft an ganz nackten Stämmen, auf die die Sonne stundenlang brennt. Da außerdem in der Trockenzeit eine ganz regenlose Periode von mehreren Wochen eintreten kann, so müssen unter solchen Umständen alle Mittel gegen das Austrocknen ausgebildet werden.

[1]) In den Mangroven fehlen sie allerdings beinahe vollständig, trotzdem in den dortigen Wäldern eine reichliche Feuchtigkeit vorhanden ist.

Die Kutikula ist darum auch auffallend verdickt; die Spaltöffnungen liegen tief eingesenkt und befinden sich nur sparsam an der Unterseite der Blätter, die auch mit einem großen, 3 bis 4schichtigen Wassergewebe versehen sind.

In dem Haushalt dieser Farne spielt die Taubildung eine große Rolle. In der Trockenperiode enthielt das Substrat auch nicht die geringste Feuchtigkeit; aber trotzdem strotzen die Blätter morgens von Wasser, welches der Epidermis als Tau zugeführt und von ihr aufgenommen wurde.

Nephrolepis fissus fand ich auf dem Hacgalla im Innern der Wälder auf Bäumen oder feuchten Felsen. Er leidet hier nur ganz vorübergehenden Wassermangel; denn das Substrat trocknet nie ganz aus oder jedenfalls nur für kurze Zeit; deshalb ist die Kutikula sehr dünn, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt, und das Wassergewebe ist einschichtig. Wenn diese beiden Arten nebeneinander in die Sonne gestellt werden, verhalten sie sich dem Bau entsprechend: die eine verwelkt sehr schnell, die andere erst nach längerer Zeit.

Von echten phanerogamischen Epiphyten sind mir auf Ceylon nur die unten erwähnten bekannt (außer Orchideen). Bei sämtlichen Arten kommt ohne Ausnahme ein großes Wassergewebe vor. Nur Rhipsalis Cassytha bildet eine Ausnahme — sie hat nämlich keine Blätter.

Kendrickia Walkerii fand ich in großen Massen auf Bäumen zwischen feuchtem Moose. Die kleinzellige Epidermis hat nur eine ganz dünne Kutikula; unter ihr liegt ein mächtiges Wassergewebe, ungefähr die halbe Dicke des Blattes einnehmend; das Gewebe ist durchgehends dünnwandig, nur hier und da finden sich auffallend verdickte, mit Tüpfeln versehene, große Zellen. Irgend ein xerophytisches Merkmal ist in dem anatomischen Bau des Blattes nicht zu beobachten.

Fragraea obovata kommt auf feuchten Holzstämmen an dunklen Standorten vor, wie Kendrickia Walkerii. Sie ist

kein echter Epiphyt; denn später wachsen die Wurzeln von dem Substratbaum auf die Erde herunter. Wenn sie hier eine genügende Entwickelung erreicht haben, übernehmen sie die Rolle der epiphytischen Wurzeln. Das Wassergewebe ist einschichtig und besteht aus großen Zellen. In der ganzen Anatomie zeigt sich Fragraea obovata als eine Schattenpflanze: Die Kutikula ist sehr dünn, Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt usw. Palisaden sind überhaupt nicht ausgebildet, und das ganze Mesophyll besteht aus großen, locker zusammenhängenden Zellen.

Procris laevigata zeigt in ihrem Bau dieselben Merkmale wie die vorhergehende Pflanze; das Wassergewebe — unter der Epidermis belegen — macht ungefähr $^1/_3$ der gesamten Blattdicke aus; die Palisaden sind sehr schwach entwickelt, und das Schwammparenchym hat große Interzellularräume. Die Pflanze, die eine Höhe von 2—5 Fuß erreicht, wächst in der feuchten Zone zwischen 3000—6000 Fuß nur auf feuchten Felsen und Baumstämmen.

Heptapleurum (Araliaceae) ist durch vier Arten auf Ceylon vertreten; nur H. emarginatum (endemisch) und stellatum sind Epiphyten, während H. racemosum und exaltatum auf der Erde wachsen. Die epiphytischen finden sich in den großen Wäldern des feuchten Tieflandes (bis 3000 Fuß), während die terrestrischen in der Gegend zwischen 5000—6000 Fuß auftreten. Sie haben alle Blätter ohne xerophytische Merkmale und sind mit einem 2—3schichtigen Wassergewebe versehen.

Medinilla: zwei Arten, beide auf Ceylon endemisch, kommen in den feuchten Hochgebirgsgegenden Ceylons vor und stimmen in der Anatomie der Blätter hauptsächlich mit Kendrickia Walkerii überein; nur haben sie Wassergewebe auch auf der Unterseite.

Leucocodon reticulatum kommt nur in den feuchtesten Wäldern des ceylonischen Tieflandes vor; ein großes Wassergewebe ist vorhanden, aber sonst kein Schutzmittel gegen Aus-

trocknen des Blattes. Die Pflanze ist nicht allein endemisch, sondern auch monotypisch.

Die Hoyaarten, ohne xerophytische Merkmale, wachsen in den feuchten Wäldern zwischen 5000—6000 Fuß und besitzen ein großes Wassergewebe.

Peperomia hat fünf Arten auf Ceylon, von denen eine endemisch ist. Sie wachsen alle an feuchten Felsen oder auf den Bäumen zwischen feuchtem Moose. Die Anatomie ist ja allgemein bekannt. In Peradeniya wächst an schattenreichen Stellen eine einjährige, terrestrische Art, P. Fraseri, die ganz dünne Blätter ohne Wassergewebe hat.

Die Gattung Piper ist mit den Peperomien sehr nahe verwandt; sie wächst meistens halbepiphytisch, indem ihre Haftwurzeln in die Rinde der Baumstämme eindringen; nur Piper Thwaitesi ist nach den Angaben, die mir in Peradeniya gemacht wurden, ausschließlich Epiphyt an schattigen Stellen. Diese Art hat ein großes Wassergewebe, während es bei den anderen, soweit ich sie untersucht habe, viel schwächer ausgebildet ist. Im übrigen werde ich mich auf eine Feststellung des Zusammenhangs zwischen der Ausbildung des Wassergewebes und dem Standort in diesem Falle nicht weiter einlassen, da auf Ceylon verschiedene Piperarten nur verwildert, aus den Gärten der Eingebornen stammend, vorkommen.

Zum Schluß muß ich auch die Gattung Ficus erwähnen. Mit Ausnahme von Ficus laevis sind die 21 Arten, die auf Ceylon einheimisch sind, terrestrisch. Ficus laevis kommt auf schattigen Baumstämmen der feuchtesten Gegenden vor und erreicht hier oft eine Höhe von mehreren Fuß; die ovalen Blätter werden bis 20 cm lang. Schon hieraus geht hervor, daß der Strauch gar nicht an Wassermangel leidet; dazu kommt noch, daß er mit zahlreichen, kräftigen Wurzeln versehen ist. Die Anatomie der Blätter ist dieselbe, wie bei den meisten Laubblättern der feuchten Gegenden; keine xerophytischen Merkmale, sogar das Wassergewebe fehlt vollständig.

Dagegen wird das Wassergewebe bei verschiedenen Arten (bei allen, die ich untersucht habe), die nur anfangs als Epiphyten leben, stark ausgebildet; dies ist z. B. bei Ficus Trimeni, bengalensis und parasitica der Fall. Das Wassergewebe bildet hier sowohl an der Ober- als auch an der Unterseite des Blattes eine mächtige Schicht, wie wir dies aus den Lehrbüchern von Ficus elastica kennen. Später wachsen die Wurzeln in die Erde hinunter, und zwar oft in so großer Zahl, daß der ganze Stamm des Wirtsbaumes von denselben wie von einer Röhre umgeben wird. In Nordceylon sieht man überaus häufig Palmyrapalmen, die von F. bengalensis vollständig umsponnen sind. Den Palmen scheint dies nicht weiter zu schaden; bei Dicotylen dagegen führen diese Epiphyten schließlich den Tod des Baumes herbei; denn die Rinde und das Cambium werden zuletzt vollständig zerdrückt (an einzelnen Orten Indiens haben besonders die Mangobäume darunter zu leiden).

Verschiedene von diesen Epiphyten entwickeln sich später zu den größten Bäumen und erreichen oft eine Höhe von 100 Fuß und weit darüber[1]). Die Ficusarten mit dem mächtigen Wassergewebe kommen nicht in den Gegenden vor, wo das Klima ziemlich gleichmäßig feucht ist, so Ficus glomerata und Thwaitesi, die ich schon früher erwähnt habe. Ficus tomentosa wächst nur in den trockenen Gegenden; sie hat außer einem 3 bis 4schichtigen Wassergewebe auch eine sehr dichte Bekleidung von Haaren. Daß Ficus infectoria u. a., die nur den feuchtesten Gegenden angehören, kein Wassergewebe haben, ist schon früher hervorgehoben worden.

Ganz junge Exemplare von Ficus parasitica verhalten sich nach den Angaben, die mir in Peradeniya gemacht wurden, ganz eigentümlich; die Blätter sind erst dünn und gelappt, ohne Wassergewebe; später werden sie dagegen dick, oval, ganzrandig und erhalten ein großes Wassergewebe. Die Erklärung scheint

[1]) Vergl. Goebels Pflanzenbiol. Schilderungen Bd. I, S. 169.

nicht fernliegend; in den kleinen Spalten und Höhlungen des Standortbaumes finden sie anfangs leicht genügende Feuchtigkeit; erst wenn die Pflanzen größer werden, wird die Wasserversorgung schwieriger und die Ausbildung von Schutzmitteln notwendig (Taf. VIII 42b).

Von den epiphytischen Orchideen Ceylons wäre viel mitzuteilen; da jedoch mein Material von Herrn Tominski im hiesigen Institute bearbeitet worden ist, werde ich mich nur auf einige Bemerkungen beschränken. Das Wassergewebe scheint hier durchgehends zu fehlen, was erklärlich ist, da die Orchideen verschiedene andere äquivalente Schutzmittel besitzen, wie z. B. die großen, oft eigenartig verdickten Speicherzellen; ebenso können sie auch in den Scheinknollen Wasser ansammeln. Krüger, der im hiesigen Institute seine Dissertation über „die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihrer Beziehung zu Klima und Standort" schrieb, glaubte auf Grund der Literatur annehmen zu können, daß diese Anpassungen für die Orchideen trockener und sonniger Standorte charakteristisch seien. Dies ist jedoch nicht der Fall; denn diese Anpassungen finden sich bei zahlreichen Formen, die in feuchter Luft und gedämpftem Licht wachsen, und die nicht allein, wie Schimper in seinem Epiphytenbuch (p. 44) meint, auf den obersten Ästen der Bäume, sondern auch sehr nahe der Erde leben. Deshalb werden die hier in Frage kommenden Orchideen an ähnlichen Standorten wachsen, wie die übrigen Epiphyten, die Wassergewebe besitzen. Bei Orchideen, die auf trockenen Standorten in Ceylon vorkommen, und die also eine längere Zeit Wassermangel aushalten müssen, werden viel wirksamere Schutzmittel ausgebildet. Als Beispiel habe ich Cymbidium bicolor auf Taf. VIII, Fig. 43 gezeichnet. Sarcochilus pugioniformis Rhynchostylis retusa und Vanda Roxburghii, die alle den trockensten Gegenden angehören, sind gleichfalls sehr xerophytisch gebaut.

Ich stellte verschiedene Transpirationsversuche mit Epiphyten an; z. B. mit Peperomia, Bromeliaceen, Drymoglossum usw. Gerade diejenigen Versuchspflanzen, die das größte Wassergewebe haben, transpirierten am lebhaftesten, wie z. B. Peperomia. Hier sind nämlich gar keine Anpassungen zur Herabsetzung der Transpiration vorhanden; das Wassergewebe vermag durch Aufnahme von Tauwasser den Zeitpunkt des Verwelkens hinauszuschieben. Die Epiphyten sind um so ungünstiger gestellt, als das Wurzelsystem im Verhältnis zu den übrigen Teilen der Pflanze durchgehends ganz gering ausgebildet ist. Von den Baumstämmen und -zweigen, auf welchen sich die Epiphyten befinden, fließt das Wasser leicht ab, und in der kurzen regenlosen Zeit erscheint das Substrat bald ganz trocken; aber mit Hilfe des Regen- und Tauwasserreservoirs wird ein Verwelken der Epiphyten verhütet.

Nach dem, was ich im vorhergehenden hervorgehoben habe, ist leicht einzusehen, daß in den feuchtesten Wäldern Ceylons sämtliche Bäume keiner Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung bedürfen, während die auf den Bäumen lebenden Epiphyten Wasserspeicher nötig haben.

Das Wassergewebe würde für Epiphyten in Gebieten mit regenlosen Perioden allein nicht ausreichen, und daher müssen bei diesen xerophytische Merkmale hinzutreten. Von xerophytisch gebauten Epiphyten kenne ich außer verschiedenen Orchideen und Farnen aus eigener Beobachtung in der freien Natur nur Rhipsalis Cassytha und Cereus triangularis. Die erstere wächst oft auf ganz nackten Baumstämmen, wo weder Moos noch Humusansammlung Feuchtigkeit abgeben können; Cereus triangularis stammt aus Amerika, wächst aber in Peradeniya auf ähnlichen Standorten, wie die vorhergehende, also auch nicht in immer feuchter Luft. Bei Cereus habe ich (S. 45) hervorge-

hoben, wie wenig die Pflanze transpiriert, und den anatomischen Bau kurz beschrieben.

Man findet in den Tropen, besonders in den feuchten Gegenden, eine große Anzahl von zufälligen Epiphyten, die also eigentlich terrestrisch sind. Von denen der feuchten Gegenden habe ich keine Übersicht, dagegen fand ich in Nordceylon in den trockensten Gebieten mehrere zufällige Epiphyten in den Blattwinkeln von Borassus flabellifer, wo sich oft reichliche Mengen von Humus aufspeichern. Ich sah z. B. sehr oft Cyanotis fasciculata, Ficus bengalensis, Cymbidium bicolor, Vitis quadrangularis, auf einigen Bäumen sogar Phönix pusilla, Spinifex squarrosus und Opuntia Dillenii. Mit Ausnahme von Cymbidium bicolor sind diese Pflanzen sonst keine Epiphyten, sondern terrestrische Formen. Bei einigen kommt ein Wassergewebe vor, andere sind xerophytisch gebaut; unzweifelhaft können sie, nur weil sie mit diesen Anpassungen ausgestattet sind, ihren Standort auf so ungünstigem Substrat behaupten. (Vergl. Photographie Nr. 3.)

V. Parasiten.

In bezug auf das Wassergewebe habe ich insbesondere auch die phanerogamischen Parasiten Ceylons untersucht; ich fand ein solches nur bei Loranthus capitellatus; in dem Kapitel über die Mangrovevegetation ist dieser Fall näher besprochen. Wie schon hervorgehoben, haben die Mangrovebäume ohne Ausnahme Wassergewebe; es war deshalb schon von vornherein zu erwarten, daß dasselbe auch bei den auf diesen wuchernden Parasiten ausgebildet sein werde; denn auch der Zellsaft der Mangrovebäume enthält Chlornatrium.

Übrigens kommen 25 Loranthaceen (auf 4 Gattungen verteilt) auf Ceylon vor. Von diesen wachsen 6 ausschließlich in den feuchten Gegenden, 3 in den trockensten, 7 in den Gebirgsgegenden; sie scheinen in ihrer Ausbreitung von den klimatischen Verhältnissen weniger abhängig zu sein. Sämtliche

Arten wachsen vorzugsweise in den Gipfeln der Bäume. Die Anpassungserscheinungen sind auch bei den Loranthaceen selbstredend von sehr verschiedener Art, je nach den Standorten. Bei Loranthus Hookerianus, der die Gebirgsgegenden liebt, ist die Kutikula sehr verdickt, bei Loranthus ensifolius, der nur den feuchten Regionen angehört, ist sie ganz dünn; bei Loranthus Scurrulla und tomentosus, die in den trockenen Zonen wachsen, sind die Blätter durch eine sehr starke Filzbedeckung gegen zu starke Verdunstung geschützt. Bei der Gattung Viscum scheinen die Anpassungen in den Fällen, wo ein Wassermangel zu befürchten ist, anderer Art zu sein. Viscum ramosissimum, japonicum und articulatum haben kaum sichtbare, nur rudimentär ausgebildete Blätter; die zwei ersten kommen nur in den Hochgebirgen, das letzte in den trockensten Gegenden vor; alle haben zu gewissen Zeiten mit Wassermangel zu kämpfen. Eine Reduktion der Blattfläche ist schon bei vielen Gewächsen ein Schutzmittel dagegen.

Wenn auch ein Wassergewebe nur bei einer der Loranthaceen ausgebildet wird, so werden doch in verschiedenen Fällen, wo ein Wasserspeicher notwendig erscheint, Speicherzellen um die Gefäßbündelenden angelegt.

Die Wirtspflanzen besitzen in vielen Fällen mehr Schutzmittel gegen Austrocknen als der Parasit. Auf Rhododendron arboreum, Salvadora persica, Ficusarten u. a. kommen oft Loranthaceen vor, die keine besonderen Anpassungen zeigen. Nur Viscum capitellatum, das auf verschiedenen Viscum- und Loranthusarten (also als Parasit auf Parasiten vorkommt, zeigt durch Nichtausbildung von Blättern, daß es jedenfalls bemüht ist, die Transpiration möglichst herabzusetzen. Die meisten Loranthaceen entfalten dagegen in den Tropen eine große Blattfülle, die oft grell von der Armseligkeit der Wirtspflanze absticht.

Die übrigen phanerogamischen Parasiten bieten für unsere Frage nur wenig Interessantes; teils sind sie blattlos, teils ein-

jährig und ganz klein, so daß besondere Anpassungserscheinungen, die mit der Verdunstung in Beziehung stehen könnten, nicht zum Ausdruck kommen. Zu diesen letzteren gehören die verschiedenen kleinen Strigaarten, die oft in großer Anzahl auf Graswurzeln wuchern.

Rückblick.

Zu den Anpassungserscheinungen, die im vorhergehenden oft in Erwähnung gebracht wurden, gehört in erster Linie das Wassergewebe.

Wir haben zwei verschiedene Formen von diesem kennen gelernt, ein subepidermales, welches am allgemeinsten verbreitet ist, und ein inneres, das bei den Blättern, wie z. B. bei Lumnitzera u. a., die mittleren Partien einnimmt, oder bei Stengelorganen einen Teil der Rinde ausmacht. Für den letzteren Fall können uns verschiedene Chenopodiaceen wie Arthrocnemum, Salicornia usw. als Beispiele dienen.

Das Aussehen der einzelnen Zellen der Wassergewebe bietet sehr große Verschiedenheiten.

Bei Litsea iteodaphne sind nur hier und da einzelne Epidermiszellen durch eine Tangentialwand geteilt, während die übrigen ohne diese Teilung erscheinen. Da das Lumen der Epidermiszellen durch die Tangentialwände nicht vergrößert wird, so liegt hier nur eine ganz rudimentäre Erscheinung vor. Ein mächtiges Wassergewebe findet sich dagegen bei verschiedenen Commelinaceen; bei Cyanotis zeylanica fand ich Exemplare, an welchen $^7/_8$ der Gesamtdicke des Blattes von diesem Gewebe eingenommen wurde; ich könnte sogar noch höhere Zahlen angeben, erwähne aber dies Beispiel, weil die Fig. 58 es darstellt.

Die Zellwände sind in der Regel dünn oder höchstens in den Ecken verdickt; bei Calophyllum Walkerii u. a. sind sie jedoch auffallend stark und sogar mit großen Poren versehen. Ich konnte an Ort und Stelle nicht untersuchen, in welcher

Weise das Gewebe in diesem Falle funktioniert, wo die Beweglichkeit der Wände durch ihre Dicke so stark beeinträchtigt ist[1]).

Zur Entwickelungsgeschichte kann ich noch hinzufügen, daß das Wassergewebe bei einzelnen Pflanzen, wie z. B. bei Peperomia reflexa, sehr früh ausgebildet wird, während bei verschiedenen Ficusarten, die später ein sehr großes Wassergewebe besitzen, die jungen Blätter ein solches nicht aufweisen.

Diese letztere Beobachtung veranlaßt die Frage, durch welche Bedingungen die Wassergewebe hervorgerufen werden.

Ich möchte zuerst einige Experimente erwähnen, die sich auf das Wassergewebe beziehen. Auf meine Veranlassung wurden verschiedene Mangrovepflanzen in Peradeniya eingepflanzt, nämlich Rhizophora mucronata, Lumnitzera racemosa, Aegiceras majus, Acanthus ilicifolius und Nipa fruticans. Sie standen alle in gewöhnlicher Erde, wurden aber während der ganzen Zeit reichlich mit süßem Wasser begossen; Nipa fruticans stand sogar in einem Bassin mit den Wurzeln immer unter Wasser. Sie gediehen alle ganz gut; bei allen Blättern war das Wassergewebe auffallend kleiner ausgebildet als in der Natur; besonders war dies bei Rhizophora und Nipa der Fall, die beide aus Samen gezogen waren, während die anderen als kleine Exemplare eingepflanzt werden mußten. Es ist klar, daß diese Erscheinung mit der viel günstigeren Wasserzufuhr, die den Pflanzen in Peradeniya zuteil wurde, im Zusammenhange steht; in den Mangroven können sie, wie ich schon dargelegt habe, aus dem salz-

1) R. Hintz hat in einer Arbeit, die in Schwendeners Institut entstanden ist, verschiedene Laubblätter einheimischer Bäume beschrieben, z. B. von Quercus pedunculata, Populus alba, tremula u. a. Der Blattrand hat hier eine mehrschichtige Epidermis; aber wenn diese auch als ein lokaler Wasserspeicherungsapparat aufgefaßt werden kann, so deuten doch die verdickten Wände darauf hin, daß ihre Hauptaufgabe in mechanischen Leistungen besteht, indem sie zur Erhöhung der Festigkeit des Blattrandes dienen. Auch bei verschiedenen tropischen Laubblättern kommen ähnliche Erscheinungen vor. Wie diese, so rechne ich auch die farblosen Zellen, die besonders bei den Gramineen über den Gefäßbündeln liegen, nicht zum Wassergewebe; sie bilden wohl nur einen Bestandteil der I-Träger und haben mit unserem Thema keinen Zusammenhang.

haltigen Boden nur schwer Wasser entnehmen, während es hier leicht erhältlich war. In Peradeniya fand ich keinen Unterschied zwischen den Blättern, die in der Sonne, und denen, die im Schatten wuchsen. Denn wenn auch die Transpirationsstärke der Blätter verschieden war, so hatten sie doch alle immer eine genügende Wasserzufuhr. Anders ist das Verhältnis dagegen in den Mangroven; hier leiden alle Blätter zu gewissen Zeiten an Wassermangel und wegen der stärkeren Transpiration ganz besonders die Sonnenblätter. Deshalb finden wir z. B. bei Rhizophora, Sonneratia u. a. das Wassergewebe oft bei den Sonnenblättern im Verhältnis zu den Schattenblättern doppelt so kräftig ausgebildet.

Noch bessere Beispiele bieten verschiedene Cyanotisarten, die auf sehr trockenen Standorten in Peradeniya ein mächtiges Wassergewebe ausbilden. Werden sie aber in nassen Boden eingepflanzt, dann verlieren sie sehr bald die alten Blätter; die neuen werden größer und dünner, und das Wassergewebe wird zugleich in viel geringerem Maße ausgebildet. Ich stellte auch mit einer anderen Commelinacee Versuche an, nämlich mit Aneilema spiratum. In der freien Natur hat sie immer eine 2—3schichtige Epidermis; es scheint mir jedoch wahrscheinlich, daß das Wassergewebe vollständig verschwinden kann, wenn die Pflanze längere Zeit in ganz feuchtem Boden wurzelt; meine Versuche reichen jedoch nicht aus, um die Frage endgültig zu entscheiden.

Aus den angeführten Experimenten, auf welche ich übrigens im letzten Abschnitt wieder zurückkommen werde, geht hervor, daß das Wassergewebe in seiner Ausbildung in nächster Beziehung zur Wasserzufuhr und Transpiration steht.

Meine Untersuchungen haben weiter klargelegt, daß das Wassergewebe durchaus kein xerophytisches Merkmal ist, sondern nur ein Schutzmittel gegen eine vorübergehende starke Verdunstung.

Unter xerophytischen Merkmalen verstehen wir nur solche, die als Anpassung an eine lange Trockenperiode aufzufassen sind; wie wir aber gesehen haben, findet sich das Wassergewebe bei einer großen Anzahl von Pflanzen, die gar nicht xerophytisch leben, sondern nur ganz kurze trockene Perioden auszuhalten haben.

In dem Kapitel über Transpiration habe ich hervorgehoben, daß sich die Verdunstung in den Tropen ganz anders abspielt als in dem europäischen Klima. Es ist deshalb auch zu erwarten, daß sich das tropische Laubblatt in anatomischer Beziehung vom europäischen unterscheidet. Bei vielen tropischen Laubblättern finden sich Speicherzellen, die durch Abgabe ihres Wassers ein Austrocknen der übrigen Zellen verhindern.

Unter den europäischen Laubblättern besitzen nur sehr wenige ein Wassergewebe. Von den nordeuropäischen sind mir nur einige Coniferen und Ilex Aquifolium als solche bekannt, deren Blätter eine zweischichtige Epidermis haben. Ilex Aquifolium geht in Norwegen ungefähr bis Molde hinauf und hält sich überall in der Nähe der Küste, aber nur dort, wo der Winter mild ist. Nicht allein durch die verdickte Kutikula und die mehrschichtige Epidermis, sondern vielmehr noch durch sein Äußeres mutet dieser Strauch uns eigentümlich an; mit den großen, prächtig grünen, spiegelglänzenden Blättern ist er eine vereinzelte und höchst fremdartige Erscheinung in unserer Flora.

Areschoug[1]) macht darauf aufmerksam, daß bei den Pflanzen eines kälteren Klimas das „Hypoderm" ganz und gar vermißt wird. Er führt als Grund hierfür an, daß die Dünnwandigkeit dieses Gewebes und der große Wasserreichtum seiner Zellen bewirke, daß es gegen Kälte sehr empfindlich ist. Diese Bemerkung wird hinfällig, wenn man be-

[1]) Areschoug, Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen etc. Englers botanische Jahrbücher, Bd. 2 (1882), S. 517.

denkt, daß doch alle lebenden Zellen Wasser in ihrem Protoplasma enthalten und kaum in geringerem Grade als die Zellen des Wassergewebes dem Erfrieren ausgesetzt sind. Von den Mittelmeerpflanzen habe ich eine große Anzahl der Haupttypen untersucht, habe aber das Wassergewebe bei keiner gefunden. Das Wassergewebe kommt also beinahe ausschließlich bei den tropischen und subtropischen Laubblättern vor. Es ist darauf angewiesen, täglich gefüllt zu werden, und hierzu bieten die Tropen mit der reichlichen Taubildung in der Trockenzeit wie in der Regenzeit das ganze Jahr hindurch Gelegenheit.

Aber auch dort ist es nicht so allgemein verbreitet, wie man vielleicht annehmen könnte. Die Ausbildung des Wassergewebes steht mit den klimatischen und Standortsverhältnissen in engstem Zusammenhange; deshalb ist es in vielen feuchten tropischen Gegenden überhaupt nicht vorhanden, an anderen trockneren Orten dagegen ohne Ausnahme ausgebildet.

Die vorhergehenden Untersuchungen haben uns gelehrt, daß bei den Bäumen der feuchtesten Gegenden Ceylons ein Wassergewebe nicht vorhanden ist; die Beobachtungen bezogen sich zumeist auf endemische Bäume, die also dort entstanden sind. In dieser Zone fällt ein ganz regelmäßiger Regen, jährlich 5—6 m in 200—220 Tagen; diese Regentage liegen über das ganze Jahr ziemlich regelmäßig verteilt, und selbst wenn kürzere Trockenperioden eintreten, bleibt doch die Luft feucht, und der Boden wird nie ganz trocken.

Auf S. 67 habe ich ein Verzeichnis von den 60 gewöhnlichsten Bäumen des feuchten Tieflandes gegeben. Es sind dies durchweg rein tropische Bäume; die meisten steigen sogar nicht höher als bis zu 1000 Fuß. Von diesen 60 besitzen nur zwei, die aber nach anderen Autoren dieser Zone gar nicht angehören, Wassergewebe. Es kommen hier sogar Cycas circinalis und Ficus infectoria vor, bei denen man das Wassergewebe doch be-

stimmt erwarten möchte, weil es andere sehr nahestehende Arten besitzen. Cycas circinalis ist ganz xerophytisch gebaut; die Kutikula ist sehr stark ausgebildet, und die Spaltöffnungen sind etwas eingesenkt.

Dagegen finden sich unter den Sträuchern, die das Unterholz bilden, verschiedene, die Wassergewebe besitzen, z. B. einige Scitamineen; es sind aber durchweg Arten, die mit ganz kleinen Wurzeln versehen sind. Im Innern des Waldes können die Pflanzen in der Mittagsstunde ziemlich kräftig transpirieren. Der Tau bleibt an gewöhnlichen Tagen ungefähr bis 10 Uhr liegen, und von da ab verdunsten sie bis 3 oder $3\frac{1}{2}$ Uhr so lebhaft, daß die Blätter nachmittags erschlafft oder wenigstens nicht ganz turgeszent erscheinen. Wenn solche Pflanzen mit dünnen Blättern und schwach entwickelten Wurzeln nicht mit Wassergewebe versehen wären, würden sie an solchen Standorten kaum existieren können. Ich verweise auf meine Transpirationsversuche mit Canna indica, die unter Umständen sehr hohe Werte ergaben. Ohne Wassergewebe wäre es dieser Pflanze kaum möglich, das tropische Klima auszuhalten; denn schon bei ihrer jetzigen Struktur zeigt sie an heißen Tagen eine große Erschlaffung der Blätter. Ein anderes Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung besitzt sie sonst nicht, ebensowenig wie die übrigen Scitamineen.

Auch die Palmen dieser Gegenden zeigen kein Wassergewebe, insoweit sie im Innern der Wälder leben (z. B. Caryota urens u. a.).

Bei den Strandpflanzen, die im feuchten Sande am Meere wachsen, wird das Wassergewebe nicht ausgebildet, weil das Grundwasser dort süß ist. Dagegen ist es ohne Ausnahme bei den Mangrovegewächsen vorhanden. Bei den Dünenpflanzen ist es nur in einzelnen Fällen und zwar oft als inneres Wassergewebe ausgebildet.

Bei den Halophyten, die in der Tonerde wurzeln, kommt

gleichfalls ein Wassergewebe vor. An vielen Orten Ceylons liegen diese 4 Formationen unmittelbar nebeneinander; trotzdem verhalten sie sich sowohl in systematischer als auch in anatomischer Beziehung durchaus verschieden.

Es ist hierbei zu bemerken, daß die Mangrovegewächse und Tonerdepflanzen in den Mittagsstunden sehr stark verdunsten, und daß eine schnelle Wasseraufnahme aus dem salzhaltigen Substrat sehr schwierig ist; deshalb wird das Wassergewebe notwendig.

Während das Wassergewebe bei Laubblättern des feuchten Tieflandes nicht ausgebildet wird, ist es in den Hochgebirgen, besonders in der Höhe zwischen 5000 – 7000 Fuß überaus häufig.

Nach Mr. Vincent habe ich (Seite 113) ein Verzeichnis der dortigen Charakterbäume wiedergegeben; ungefähr 20% von diesen besitzen ein Wassergewebe. Es stellt sich jedoch heraus, daß die Bäume, die an sehr exponierten Standorten wachsen, kein Wassergewebe ausbilden, sondern mit umfassenderen Schutzmitteln gegen Austrocknen ausgestattet sind, wie z. B. mit eingesenkten Spaltöffnungen, sehr verdickter Kutikula, starker Haarbildung usw.

Ein sehr gutes Beispiel bietet der höchste Gipfel von Ceylon, Pedro-Talagala. Unten auf dem Hochplateau (ungefähr 6200 Fuß) finden sich viele Bäume (Rhododendron, Symplocos, Photinia usw.), deren Blätter ein Wassergewebe haben; auf dem Gipfel (ungefähr 8200 Fuß) besitzt aber kein einziger Baum ein solches. Hier haben die Pflanzen immer mit einer schwierigen Wasserversorgung zu kämpfen; denn die Transspiration ist stark, das Regenwasser fließt rasch ab und läßt den Boden trocken; außerdem ist die Taubildung in der Nacht gering.

Da das subepidermale Wassergewebe bei Pflanzen, die sehr xerophytisch gebaut sind, durchweg nicht vorkommt, so haben auch die echten Xerophyten Ceylons, Sansevieria, Aloe usw., kein Wassergewebe: es würde bei längeren Trockenperioden doch nicht ausreichen.

Bei einjährigen tropischen Pflanzen erscheint das Wassergewebe nur selten; ebenso haben gewisse Familien, wie z. B. die Combretaceen, Myrtaceen usw., nicht oder nur in sehr geringem Grade die Fähigkeit, ein solches auszubilden.

Meine Experimente haben gezeigt, wie überaus abhängig die Ausbildung des Wassergewebes von den äußeren Ursachen ist; auch in der freien Natur finden sich verschiedene Beispiele dafür, daß die Wassergewebe bei derselben Art in sehr verschiedenem Maße ausgebildet sein können[1]).

Pteris aquilina besitzt bei uns meines Wissens in Deutschland kein Wassergewebe, dagegen ist dies auf Ceylon ganz ausgeprägt; die Epidermis ist stets zweischichtig. Sonst ist die Anatomie dieselbe.

Pteris aquilina ist bekanntlich eine sehr kosmopolitische Pflanze. Auf den Hochplateaus (ungefähr 5000 Fuß) kommt sie oft in großen Massen vor, und zwar auf ähnlichen Standorten wie bei uns. Sie gehört besonders zu den frühesten Erscheinungen nach dem Savannenbrande. Ich habe Exemplare aus verschiedenen Gegenden Ceylons untersucht, und immer war das Wassergewebe vorhanden. (Vergl. die später von Boodle gemachten Untersuchungen.)

Daß das Wassergewebe bei derselben Art vorkommen oder fehlen kann, ist uns insoweit nicht neu, als ich bei der Besprechung von Ilex Walkerii schon ein ähnliches Beispiel erwähnte; ich zeigte dort, daß sich mit Rücksicht auf das Wassergewebe drei Formen vorfänden, die je nach den Verhältnissen des Standortes ausgebildet würden. In einem Fall ist das Wassergewebe überhaupt nicht vorhanden, in einem anderen nur sozusagen rudimentär entwickelt, und im dritten Fall ist es ganz ausgeprägt.

---

[1]) Ein ganz analoges Beispiel wird auch von Goebel (Biol. Schilderungen, III. Teil, S. 181) erwähnt; bei einem Lebermoose, Frullania dilatata, hat er nachgewiesen, daß, wenn es andauernd feucht kultiviert wird, die Bildung der sogenannten Wassersäcke oft auf lange Strecken an den Sprossen unterbleibt.

Bei Ficus glomerata, die sehr häufig an den Flußufern wächst, in der Regel so, daß die Wurzeln beständig vom Wasser berührt werden, bilden die Blätter entweder keine Wassergewebe aus, oder es zeigen nur einzelne Epidermiszellen Tangentialwände. In der Nähe von Peradeniya wuchsen jedoch einige Exemplare etwas vom Ufer entfernt; bei diesen war eine zweischichtige Epidermis vorhanden. Sonst zeigten die Blätter dieselbe Bauart und waren gar nicht xerophytisch; sie hatten eine sehr dünne Kutikula und sogar etwas vorgeschobene Spaltöffnungen (vergl. Taf. XIV, Fig. 80 u. 81).

Von anderen ähnlichen Beispielen erwähne ich nur die epiphytische Ficus Thwaitesi, weil die Blätter dieser Art polymorph sind. Die jungen Pflanzen sind niederliegend, dem Substrat angedrückt; sie kriechen zwischen dem Moos auf den Baumstämmen dahin. Die Blätter sind auf dieser Entwickelungsstufe gelappt und ganz dünn; die Kutikula ist nicht verdickt, und ein Wassergewebe fehlt vollständig. Es ist uns durchaus verständlich, daß es so sein muß; denn die Blätter liegen immer geschützt im Schatten der umgebenden Pflanzen und werden zu stärkerer Transpiration nicht angeregt. Später wachsen die jungen Zweige in die Luft hinaus; sie erreichen oft eine Länge von mehreren Fuß. Die Transpirationsbedingungen der Blätter werden hierdurch selbstredend andere. Schon die äußere Form ändert sich, sie erscheinen jetzt oval und lederartig; die Kutikula ist stark verdickt, und unter der Epidermis liegt ein 3—4schichtiges Wassergewebe. Da es mir in diesem Falle nicht auf Zahlen ankam, so stellte ich keine Wägungen an, um die Transpirationsgröße zu messen; es zeigte sich aber, daß, wenn Exemplare ohne Wassergewebe neben solche mit Wassergeweben in die Sonne gestellt wurden, die ersteren schon nach einer halben Stunde verwelkten, während die letzteren den ganzen Tag unverändert blieben (vergl. Fig. 104—105).

Die Epiphyten zeigen gleichfalls eine gewisse Neigung zur Bildung von Wassergeweben. Bei den Orchideen und bei Rhip-

salis ist es allerdings nicht vorhanden; sonst finden wir es aber bei sämtlichen phanerogamischen Epiphyten. Da ich dies aber auf Seite 138 behandelt habe, verweise ich hierauf. Ich möchte nur betonen, daß auch diese durch ihren anatomischen Bau beweisen, daß das Wassergewebe kein xerophytisches Merkmal ist, sondern nur ein Schutzmittel gegen eine vorübergehende starke Verdunstung[1]).

Die Peperomien, verschiedene Cyanotisarten u. a. mit sehr großem Wassergewebe können ganz gut eine Trockenperiode von 2—3 Wochen überstehen, während dünnblättrige Pflanzen oder Bäume, wie z. B. verschiedene Strobilanthesarten, Ficusarten mit zweischichtiger Epidermis u. a. nicht ohne Wasser aushalten, wenn sie in Töpfe eingepflanzt sind. In der freien Natur liegen die Verhältnisse allerdings günstiger. Ein Wassermangel tritt dort nicht so schnell ein; denn wenn auch das Substrat längere Zeit wasserarm bleibt, so wird dem Wassergewebe durch den starken Tau im Laufe der Nacht das verdunstete Wasser ersetzt. Es sind nicht geringe Feuchtigkeitsmengen, die die tropischen Pflanzen auf diese Weise durch die Blätter aufnehmen. Man kann den Nutzen des Tauwassers am besten dadurch nachweisen, daß man abgeschnittene Zweige, z. B. von Cyanotis fascicularis, den ganzen Tag austrocknen läßt: das Wassergewebe zeigt dann durch starkes Schrumpfen, daß es sein Wasser abgegeben hat; aber am folgenden Morgen sind die Blätter, wenn sie im Freien gelegen haben, wieder ganz turgeszent und von Tautropfen ganz bedeckt.

Bei den vorher erwähnten Modifikationen von Cyanotis zeylanica war es ganz auffallend, wieviel länger die Pflanzen mit Wassergewebe Trockenheit aushalten können als die ohne solches. Ähnliche Beobachtungen machte ich auch bei ver-

[1]) Da das dünnwandige Wassergewebe für längere Trockenperioden nicht ausreichen würde, so findet wahrscheinlich eine Verstärkung der Wände statt, wenn es zugleich mit ausgesprochen xerophytischen Merkmalen auftritt.

schiedenen Begonien: allerdings handelte es sich in diesem Falle um verschiedene Arten.

In seiner schon zitierten Arbeit: „Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt" hat Haberlandt hervorgehoben, daß das Wassergewebe ein Schutzmittel gegen eine kurze, vorübergehende Verdunstung ist. Im vorhergehenden habe ich genügend betont, daß ich dieser Ansicht vollauf beipflichte. Haberlandt[1]) sagt u. a.: „Die Ausbildung von Wasserreservoiren wird dagegen um so mehr am Platze sein, als ihre tägliche Füllung in den Nachmittags- und Nachtstunden, wenn die Transpiration auf ein Minimum herabgesunken ist, zugleich eines der Mittel vorstellt, durch welches die von dem sehr bedeutenden Wurzeldruck emporgepreßte Wassermenge, welche die Durchlüftungsräume zu injizieren droht, gewissermaßen beseitigt ist." Das Wassergewebe fungiert also, wie Haberlandt weiter hervorhebt, als Immundationsgebiet zur Aufnahme des vom Wurzeldruck in reichlicher Menge emporgetriebenen Wassers.

Die große Bedeutung des Wassergewebes liegt jedoch darin, daß es von außen gefüllt werden kann, und unabhängig von der Tätigkeit der Wurzeln als Regen- und Tauwasserreservoir fungiert.

Ich habe wiederholt von der reichlichen Taubildung in den Tropen gesprochen; meine Versuche zeigen, welche Rolle die große Feuchtigkeit für die Transpiration spielt. Die ganze Nacht ist die Luft mit Wasserdampf gesättigt, mit wenigen Ausnahmen im Jahr liegen die Tautropfen jeden Morgen auf den Feldern und Pflanzen so reichlich, daß sie den Schein erwecken, als hätte ein kräftiger Regen soeben aufgehört. Und so ist es sowohl in den trocken- als auch feuchtwarmen Gegenden.

---

1) Haberlandt, l. c. S. 31.

Ich habe verschiedenen Pflanzen mit Wassergewebe (besonders Epiphyten) die Wurzeln abgeschnitten: wenn sie auch den ganzen Tag über transpiriert hatten, erlangte das Wassergewebe doch in der Nacht durch die Taubildung seine volle Turgeszenz und beinahe das ursprüngliche Gewicht wieder.

Es ist durchaus nichts Neues, daß die Blätter Wasser aufnehmen können; sowohl Goebel[1]) wie Schimper[2]) erwähnen verschiedene Beispiele aus der Familie der Bromeliaceen. Allerdings scheinen nach diesen Forschern die Blätter immer mit Wasser absorbierenden Schuppen besetzt zu sein[3]).

Daß das Wassergewebe darauf eingerichtet ist, sein Wasser durch die Epidermis zu erhalten, geht auch aus einer Tatsache hervor, die sonst ganz unerklärlich wäre, und mit allen Erfahrungen in Widerspruch stehen würde. Bei Lumnitzera coccinea, L. racemosa, Laguncularia racemosa, Salvadora persica usw. sind die Nervenenden von großen und zahlreichen Speichertracheiden umgeben, die aber im Wassergewebe liegen; das eine Gewebe, das dieselbe Aufgabe hat wie das andere, ist also in dieses eingeschaltet. Hierin liegt jedoch nichts Sonderbares, da wir wissen, daß die Speichertracheiden ihr Wasser durch die Gefäße erhalten, während das Wassergewebe in anderer Weise versorgt werden kann. Die Natur versucht also durch zwei verschiedene Mittel die Blätter gegen Austrocknen zu schützen. (Vergl. Fig. 106—108 auf Taf. XVI.)

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, III. Teil, Epiphyten.

2) Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas.

3) Vergl. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, S. 230.

Der Laubfall in den Tropen.

Über die Ursachen des herbstlichen Laubfalles bei den europäischen Bäumen sind schon verschiedene Vermutungen ausgesprochen werden. Nach Wiesner[1]) soll er durch die Zunahme der organischen Säuren gegen Ende des Sommers hervorgerufen werden. Ich glaube jedoch annehmen zu dürfen, daß Wiesner diese Auffassung später modifiziert hat, wenn auch die organischen Säuren eine Rolle bei diesen Vorgängen spielen mögen. Schimper[2]) meint, daß der Blattfall ein Schutzmittel gegen Wasserverlust darstellt. Im Herbst, wenn die Herabsetzung der Temperatur des Bodens die Tätigkeit der Wurzeln so beschränkt, daß der Wasserverlust, den die Blätter durch die Transpiration erleiden, nicht mehr ersetzt werden kann, verwelken und vertrocknen die Blätter und fallen ab. Daß die Erkaltung des Bodens einen nachteiligen Einfluß auf die Wasseraufnahme übt, ist ja längst bekannt; Baranetzky[3]) fand, daß die Menge des ausfließenden Saftes aus abgeschnittenen Wurzeln direkt von der Temperatur des Bodens abhängig war. Schon lange vorher hatte Sachs[4]) durch Experimente nachgewiesen, daß das Absterben und Verwelken verschiedener Pflanzen bei Temperaturen nahe über Null

1) Wiesner, Sitzber. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abt. I, S. 465.
2) Schimper, Sitzber. d. königl. preuß. Akad. der Wiss. zu Berlin 1890, S. 1060.
3) Baranetzky, Bot. Zeit. 1873.
4) Sachs, Bot. Zeit 1860, S. 123, Das Erfrieren bei Temperaturen über 0.

in vielen Fällen darauf zurückgeführt werden kann, daß die durch die Abkühlung des Bodens verlangsamte Wasseraufnahme durch die Wurzeln nicht mehr den Transpirationsverlust der Blätter zu decken vermochte. Die Bedeutung der Gefahr des Austrocknens infolge ungenügender Wurzeltätigkeit oder überhaupt einer durch Kälte verlangsamten Hebung des Saftes wurde in ihren Konsequenzen für die Anpassungserscheinungen der nordeuropäischen Pflanzenwelt besonders von Kihlmann[1]) und Schimper gewürdigt.

Wenn jedoch Schimper behauptet, daß der herbstliche Laubfall nur ein Schutzmittel gegen Wasserverlust darstellt, dann ist dies eine einseitige Anschauungsweise: die Blätter fallen ab, weil sie überhaupt den klimatischen Verhältnissen, die bei uns im Winter herrschen, nicht angepaßt sind; wenn sie wie bei den Coniferen, Ilex Aquifolium, Vaccinium vitis Idaea, Buxbaumia usw. eingerichtet wären, dann würden sie auch den winterlichen Transpirationswechsel, die Kälte usw. ertragen können.

Da wir annehmen dürfen, daß überall, sowohl bei den tropischen wie bei den europäischen Bäumen, der Laubfall auf dieselben Ursachen zurückzuführen ist und auch überall denselben Zweck hat, so wollen wir sehen, wie die Bäume in Ceylon sich in dieser Beziehung verhalten. Viele der dortigen laubwerfenden Bäume haben ihre Heimat in den trockenen Gegenden, und in diesem Falle könnte man wohl meinen, daß die zartbelaubten Bäume während der trockenen Jahreszeit sich durch den Laubfall gegen einen zu großen Wasserverlust zu schützen suchten. Nun finden sich aber auch Bäume, die ausschließlich in den regenreichsten Zonen wachsen, und die in den großen Wäldern zu gewissen Zeiten laublos dastehen, während sie von immergrünen Bäumen umgeben sind. Ich brauche hier gar

[1]) Kihlmann, Act. Soc. pro fauna et flora fennica, T. VI, Nr. 3. Helsingfors 1890. Pflanzenbiol. Studien aus Russisch-Lappland.

nicht Beispiele von möglicherweise eingewanderten Pflanzen zu erwähnen, sondern ich kann auf Doona cordifolia, Canarium zeylanicum, Pericopsis Mooniana, Terminalia parviflora und verschiedene andere hinweisen, die ausschließlich in den feuchtesten Gegenden Ceylons, aber sonst nirgends in der ganzen Welt zu finden sind. Sie erregen durch ihr kahles, blattloses Astgewirr sofort die Aufmerksamkeit der Reisenden.

Schon die Standortsverhältnisse zeigen uns zur Genüge, daß der Laubfall die Rolle eines Schutzmittels gegen zu starken Wasserverlust hier nicht spielen kann; noch mehr wird dies durch den Umstand bewiesen, daß verschiedene Bäume schon einige Tage nach dem Laubfall mit neuen Blättern versehen sind. Ich werde hier einige Beispiele für den letzten Fall erwähnen und bringe wieder in Erinnerung, daß Januar – April die trockensten Monate sind.

Ficus Tsjakela ist ein sehr großer Baum, der in den Wäldern der feuchten Gegenden Ceylons recht häufig vorkommt; die Blätter sind dünn, die Kutikula nur wenig verdickt und das Wassergewebe nicht besonders kräftig ausgebildet. Im April oder März stehen die Bäume einige Tage ganz blattlos. In den letzten Tagen des Februars fielen in Peradeniya schon einige Blätter ab, und so ging es in den nächsten vierzehn Tagen weiter. Es kamen dann zwei besonders warme und trockene Tage, an welchen plötzlich die Blätter vollständig abgeworfen wurden, der Baum stand ganz nackt da. Von Ficus religiosa, die auf Ceylon übrigens nicht einheimisch ist, sondern im Sub-Himalaya, in Bengalen und Zentral-Indien, habe ich sowohl im Peradeniya-Garten als auch in der Umgebung von Kandy oft genug verschiedene Exemplare beobachtet. Sie verloren kurz nach der Beendigung der Regenzeit im Dezember oder Januar erst auf der einen Seite ihre Blätter, und zwar vollständig, so daß dieser Teil ganz abgestorben erschien. 14 Tage bis 3 Wochen später folgte die andere Seite, doch

erst nachdem die erste wieder vollständig beblättert war. Soweit ich ermitteln konnte, fand der erste Laubfall nicht immer an derselben Seite statt. Ganz ähnlich verhält sich Ficus Trimeni, eine der herrlichsten, größten Arten, die auf Ceylon zu Hause sind; nur tritt der Laubfall im Mai oder später ein. Im Peradeniya-Herbarium liegt ein Exemplar, das die Blätter im Juli abwarf.

Noch bemerkenswerter verhält sich indes Bassia longifolia, die am Schlusse der Regenperiode die Blätter verliert und Mitte Januar, wenn die Trockenperiode mit voller Kraft einsetzt, die neuen Blätter vollständig ausgebildet zeigt. Terminalia Catappa, Sterculia Twaitesii, Lagerstroemia Flos-reginae, Careya arborea u. a. verlieren die alten Blätter und bilden die neuen sogar Mitte Januar oder anfangs Februar, stehen gleichfalls gerade in der trockensten Zeit mit vollem, neuem Laube da.

Daß der Laubfall nicht allein bei uns, sondern auch in den Tropen ein Schutzmittel der Bäume gegen das Austrocknen darstellt, ist übrigens schon längst behauptet, z. B. von Ernst in seinen „Botanischen Micellaneen“ (Bot. Zeit. 1876). Es lag jedoch zu jener Zeit wenig Material zur Beurteilung dieser Frage vor. Eine sehr wertvolle Untersuchung, die mir von großem Nutzen gewesen ist, wurde von meinem Freunde Herbert Wright[1]) angestellt. Während meines Aufenthalts in Ceylon beschäftigten wir uns beide mit derselben Frage. Es leuchtet ein, daß, wenn solche Untersuchungen nicht mehrere Jahre hindurch ausgeführt werden, überhaupt nichts erreicht werden kann; deshalb gehe ich auf die verschiedenen Beobachtungen, die während eines kurzen Aufenthalts in irgend einem tropischen Garten angestellt sind und meistens andere Zwecke verfolgen, nicht ein. Die Verarbeitung des Materials ist bei Herbert Wright und mir recht verschieden

[1]) Herbert Wright, Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon, Annals of the Royal Botanic Garders, Peradeniya, Vol. II, p. 415.

ausgefallen; in allen Fällen hat er sich jedoch als ein scharfer und genauer Beobachter gezeigt.

Bekanntlich wird der Laubfall durch die Bildung einer Trennungsschicht an der Basis des Blattstiels oder durch andere „direkte Anpassungen" bewirkt. Über die kausale Seite dieser Erscheinungen können wir nichts aussagen; als sicher nehme ich an, daß sie jedenfalls durch äußere Faktoren angeregt und später erblich fixiert worden sind.

Wiesner hat in mehreren Arbeiten nachgewiesen, daß nicht nur die zur Ablösung der Blätter führenden anatomischen Veränderungen, sondern auch die Ursachen der partiellen oder vollständigen Entlaubung der Gewächse verschiedenartig sein können. Er beschreibt[1] einen sogenannten „Sommerlaubfall" näher, der infolge des Sinkens des absoluten Lichtgenusses hervorgerufen wird. Wiesner machte nämlich die Beobachtung, daß mit Beginn des Sommers zahlreiche sommergrüne Holzgewächse einen oft nicht unbeträchtlichen Teil ihres Laubes sukzessiv abwerfen. Schon Ende Juni fallen Tag um Tag Blätter ab; doch verstärkt sich dieser Prozeß kaum bis gegen den Herbst; dann aber wird er plötzlich gesteigert und geht endlich in den normalen herbstlichen Laubfall über. Der „Sommerlaubfall" währt also entweder den ganzen Sommer durch oder verläuft, wie Wiesner sich ausdrückt, „in einem von Hitze und Trockenheit insbesondere Bodentrockenheit unabhängigen, gewissermaßen nur astronomisch bestimmten Abschnitt des Sommers". Nach Wiesners Beobachtungen werden die am schlechtesten beleuchteten Blätter abgelöst; er hat nachgewiesen, daß dies seinen Grund in verändertem Lichtgenuß hat. Der Sommerlaubfall tritt deshalb bei Gewächsen mit lichtbedürftigem Laube ein, wenn die höchste Mittagssonnenhöhe und damit die intensivste Tagesbeleuchtung im Laufe des Jahres überschritten ist. Der Sommerlaubfall findet nur bei solchen Bäumen statt, deren Blätter

[1]) Wiesner, Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, Bd. XXII (1904), S. 64.

mit dem Aufhören der Kohlensäureassimilation alsbald absterben. Acer Negundo unterliegt z. B. einem sehr auffälligen Sommerlaubfall, während der Lorbeer entweder gar keinen oder einen kaum sicher festzustellenden aufweist.

Ich habe die Mitteilung von Wiesner erwähnt, weil sie vielleicht eine auffallende Erscheinung in den Tropen erklärt. In den Monaten Januar bis März war es bei meinem letzten Aufenthalt auf Ceylon nicht trocken; beinahe jeden Tag war der Himmel mehr oder weniger bewölkt; es traten einzelne Regentage ein, aber keine längeren sonnenlosen Perioden. Verschiedene Bäume verloren wohl in dieser Zeit ganz oder teilweise ihre Blätter, aber dies war doch ein ziemlich gleichmäßiger Prozeß. Im April zeigten sich die Vorzeichen des Südwestmonsuns; der Himmel verlor sein leuchtendes Blau, Tag um Tag nahmen die Stunden des Sonnenscheins ab; eine blaugraue Wolkendecke hing über der Landschaft, und bald schwand die Sonne vollständig. Die Luft war sehr feucht, in der Ferne hörte man es donnern; doch kein Tropfen Regen fiel. Schon am achten oder neunten Tage dieser Zwischenperiode war es höchst auffallend, daß das Laub verschiedener Bäume abzufallen begann, während sie bis jetzt die ganze trockene Zeit gut überstanden hatten. Dies war z. B. bei verschiedenen immergrünen Eugenia- und Diospyrosarten und einer großen Anzahl anderer Bäume der Fall. Ich war damals geneigt, die Erscheinung als eine Folge der langen Trockenheit aufzufassen, aber der neue Gedanke Wiesners scheint mir eine bessere Erklärung zu geben, und künftige Untersuchungen müssen entscheiden, ob das Laubwerfen in der Zwischenzeit mit dem Sinken des Lichtgenusses in Verbindung gebracht werden kann.

Von den äußeren Faktoren, die den Laubfall anregen, ist in erster Linie die Trockenheit zu erwähnen; die Blätter fallen ab, weil sie keine genügende Wasserzufuhr erhalten.

Wir haben gesehen, wie in den regenreichsten Gegenden

laubwerfende und immergrüne Bäume nebeneinander stehen können; und zwar sind die laubwerfenden Bäume der Tropen durchaus nicht immer eingewandert, so daß man annehmen könnte, daß es sich nur um ein Merkmal handelt, das unter anderen Verhältnissen erworben und allmählich erblich fixiert wurde. Auf Ceylon sind ungefähr 800 endemische Pflanzen; gegen 300 von diesen sind Bäume, und von diesen letzteren haben 17 Laubfall; außerdem werfen ungefähr 70—80 andere Bäume zu gewissen Zeiten ihre Blätter.

Es ist nun ohne weiteres klar, daß, wenn die Bäume sich unter scheinbar gleichen äußeren Bedingungen so verschieden verhalten, dies in erster Linie mit dem abweichenden anatomischen Bau im Zusammenhange stehen muß. Bekanntlich sind die immergrünen Blätter durchgehends lederartig, die Kutikula ist oft mehr oder weniger verdickt, und besonders an trockenen Standorten finden sich verschiedene Eigentümlichkeiten, die als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration aufzufassen sind. Die Blätter der laubwerfenden Bäume haben dagegen alle ohne Ausnahme eine ganz dünne Kutikula; selbst bei den Arten, die in den trockenen Gegenden wachsen, zeigt die Blattstruktur nie xerophytische Merkmale: Es ist schon nach der Anatomie der Blätter ausgeschlossen, daß diese längere Trockenperioden aushalten können.

Nun finden sich die verschiedensten Abstufungen des Laubfalls. Bevor ich jedoch darauf eingehe, ist zu bemerken, daß man überhaupt keine Gegend in der ganzen tropischen Welt angeben kann, die ganz gleichmäßiges Klima besäße und wo nicht längere oder kürzere Trockenperioden einträten. Dies ist z. B. auch überall auf Java — entgegen der Behauptung anderer — der Fall; hier regnet es bisweilen 3—4 Wochen lang keinen Tropfen. Wie ich schon früher erwähnt habe, vergehen auch selbst während der feuchtesten Jahreszeit selten mehrere Tage, ohne daß nicht wenigstens einige Stunden Sonnenschein eintritt.

Ferner verweise ich noch einmal auf Wiesners Beobachtung in Buitenzorg (Seite 39), die ich schon früher zitiert habe: ein einziger regenloser Tag genügte, um die Versuchspflanzen zum Verwelken zu bringen. Ich selber habe bei meinen Versuchen über die Transpiration ähnliche Fälle beobachtet; nur die Pflanzen, die ein Schutzmittel gegen zu starke Transpiration hatten, blieben unverändert. Selbstredend fallen die Blätter nicht sofort nach einer kleinen Trockenperiode ab, sondern die Wirkung zeigt sich oft erst mehrere Tage, ja Wochen später. Es stellte sich auch heraus, daß einige Versuchspflanzen schon nach einer kurzen Trockenzeit die Blätter abwarfen (z. B. Topfpflanzen von Theobroma Cacao), andere erst, nachdem sie sehr oft einer solchen ausgesetzt waren (z. B. verschiedene Ficusarten).

Es wird uns nach diesem erklärlich erscheinen, daß einige Bäume sehr oft ihre Blätter verlieren. Schimper berichtet z. B. in seiner Pflanzengeographie (p. 264), daß er im botanischen Garten zu Buitenzorg Urostigma glabellum, einen riesigen Baum, der ungefähr alle zwei Monate seine Blätter abwirft und neues Laub erzeugt, genauer beobachtet hat. Am 10. Dezember 1889 fiel das ganze Laub in vollkommen grünem Zustande im Laufe des Tages ab, so daß der noch am Morgen ganz lebensfrisch aussehende Baum am Abend winterkahl dastand. Am 20. Dezember war die Laubmasse wieder nahezu ausgewachsen. Einer der in der Zwischenzeit gebildeten jungen Sprosse, der ohne Wahl gepflückt wurde, war von der Basis bis zur äußersten Blattspitze 26 cm lang[1]).

[1]) Bei der Erwähnung dieses Falles fügt Schimper noch hinzu: „In manchen Fällen ist solcher Laubfall ein Anzeichen, daß der Baum sich zum Blühen vorbereitet". In dieser Verbindung mag noch bemerkt werden, daß die laubwerfenden tropischen Bäume in bezug auf die Ausbildung der Blüten sich ebenso verschieden verhalten wie die europäischen. In Paradeniya habe ich hierüber einige Notizen gemacht: Bei Bassia longifolia, Schizolobium excelsa, Swietenia Mahagani kommen die neuen Blätter und Blüten zugleich zum Vorschein; bei Bombax malabaricum, Erythroxylon Coca, Spondias mangifera, Eriodendron anfractuosum, Cochlospermum gossypium, Stereospermum xylo-

Mr. Carruthers teilte mir mit, daß er einen Baum von Theobroma Cacao seit mehreren Jahren beobachtete, der jährlich 3mal seine Blätter abwarf, weil ebensoviele Trockenperioden eintraten.

Bei allen solchen Bäumen, die so überaus leicht ihre Blätter verlieren, finden wir gar keine Einrichtungen, die für eine etwas längere Trockenzeit als Schutzmittel dienen könnten. Bei den Arten, die nur einmal im Jahre das Laub abwerfen, treten schon Anpassungen hervor, die jedenfalls gegen eine vorübergehende, kurze Trockenperiode schützen können. Bei Bassia longifolia, Gyrocarpus Jacquini, verschiedenen Ficusarten u. a. zeigt sich z. B. eine mehrschichtige Epidermis. Bei Litsea tomentosa u. a. ist die Unterseite der Blätter mit Haaren bekleidet; alle haben sie eine erheblich dickere Kutikula als diejenigen Arten, die ihre Blätter noch öfter verlieren. Terminalia Catappa und T. belerica habe ich ja schon im vorhergehenden erwähnt. Da also der Laubfall durch Wassermangel hervorgerufen wird, ist es auch ganz natürlich, daß sich Bäume finden, die nur einen Teil ihrer Blätter abwerfen: für die übrigen ist genügend Wasser vorhanden. Dies ist z. B. bei Gyrocarpus Jacquini, Aretocarpus nobilis und verschiedenen Leguminosen der Fall.

Die Jahre in den Tropen sind wie bei uns in Europa untereinander ganz verschieden; wie hier Winter und Sommer von wechselnder Länge, mild oder kalt sind, so können auch in den warmen Zonen die Regenzeit und die Trockenperiode länger oder kürzer, regenreicher oder regenärmer sein. Der Laubfall tritt deshalb bei vielen Bäumen, wenn die klimatischen Verhältnisse dem entsprechend sind, bisweilen 3—4 Wochen später

carpum, Sterculia colorata, Erythrina indica, Plumeria acutifolia, Chloroxylon Swietenia werden die Blüten zuerst gebildet. Bei Adenanthera pavonina, Terminalia belerica, Crataeva Roxburghii, Ficus Trimeni, Cassia multijuga, Pongamia glabra, Lagerströmia flos reginae erscheinen die Blätter zuerst. Bei Ficus Tsjakela und religiosa fällt die Reife der Früchte mit der Entwickelung der Blätter zusammen.

als sonst ein. Sowohl Mr. Lewis wie Herbert Wright erwähnten mir gegenüber solche Beispiele.

Mit logischer Notwendigkeit müssen nach meinen Ausführungen auch individuelle Unterschiede vorhanden sein. Auch bei uns können wir ja im Herbst oft sehen, daß einige Bäume noch grün bleiben, während die anderen schon ihr Laub verloren haben. In den Tropen sieht man durchaus nicht selten, daß verschiedene Spezies derselben Baumart innerhalb eines kleinen Raumes ganz erhebliche Differenzen aufweisen, man kann oft sozusagen alle vier Jahreszeiten auf einmal übersehen.

Solche Fälle sind nicht selten auf das verschiedene Alter der Bäume zurückzuführen. Es ist ja bekannt, daß auch bei uns junge Bäume ihre Blätter später verlieren als alte. In den Tropen finden wir sogar viele Bäume, die in der Jugend immergrün sind und im Alter die Blätter abwerfen. Nach den Angaben von Mr. Lewis, die ich auch selbst bestätigen konnte, verlieren die langsam wachsenden Bäume in den ersten Jahren ihre Blätter nicht, Ficus religiosa z. B. erst in dem fünften Jahre. Herbert Wright gibt an, daß bei Castilloa elastica im dritten, bei Cassia nodosa im vierten und bei Poincinia regia erst im fünften Jahre der Laubfall eintritt. Anders verhalten sich dagegen die schnell wachsenden Bäume, wie Eriodendron anfractuosum, Bombax malabaricum, Erythrina indica u. a. Nach den Angaben von Mr. Lewis und Herbert Wright verlieren sie schon im ersten Jahre die Blätter. Die Erklärung dieser Tatsachen liegt nicht fern: Die Wasserzufuhr ist bei den kleinen Pflanzen leicht, die Schwierigkeit tritt erst bei dem Größerwerden ein.

Großen Einfluß hat auch die physikalische Beschaffenheit des Bodens; in ganz kleinen Abständen kann derselbe wasserreicher und -ärmer sein; auf Kalkfelsen ist der Laubfall am auffallendsten. Welche große Rolle die Feuchtigkeit spielt.

war in Peradeniya bei Ficus glomerata zu sehen[1]); wenn das Substrat konstant naß war, erschien sie immer beblättert. In der Trockenzeit kann man aber andere Exemplare beobachten, die, sobald der Boden ausgetrocknet ist, gänzlich blattlos werden. Thespesia populnea ist in Peradeniya immergrün, während sie in Nord-Ceylon Laubfall hat. Nach Wright bieten Diospyros montana und D. ovalifolia ähnliche Beispiele. In seiner „Flora brasiliensis" p. 141 führt Martius an, daß Erythroxylon subrotundum an trockenen Stellen einen großen Teil des Jahres ganz blattlos dasteht, während Warming („Lagoa Santa" p. 437) ausdrücklich notiert hat, daß der Baum immergrün ist.

Brandis teilt mit, daß Odina Wodier, ein Baum, der in den Wäldern Ceylons, Hinterindiens sowie Vorderindiens häufig vorkommt, von Januar bis Juni blattlos ist, länger als irgend ein anderer Baum dieser Wälder, welche in der trockenen Jahreszeit kahl und nur während der Regenzeit und der darauffolgenden Herbstmonate, wenn der Boden noch feucht ist, belaubt sind. Der Baum ist einheimisch in Gegenden mit sehr verschiedenem Klima, im tropischen sowohl wie im subtropischen Indien. Hier ist er überall laublos von Januar bis Juni. Es gibt nur eine Ausnahme, und das sind die Gegenden an der Ostküste von Vorderindien, an der Coromandelküste. In Madras und der Umgebung wird der Baum häufig in Alleen angepflanzt, und hier ist er immergrün. Brandis wollte nicht glauben, daß es derselbe Baum sei, bis er sich durch die Untersuchung der Blüten und Früchte überzeugte. Er fand die Erklärung darin, daß der Regen in Madras ziemlich gleichförmig über das Jahr verteilt ist; nur 4 Monate sind fast regenlos, aber dabei bleibt die Luftfeuchtigkeit während des ganzen Jahres beträchtlich.

[1]) Ein analoges Beispiel bietet nach Brandis Tectona grandis, ein Baum, der auf trockenem Standort sein Laub schon im Januar verliert und bis gegen Ende Mai kahl verbleibt. An feuchteren Orten dagegen bleiben die Blätter länger und der Baum ist oft nur wenige Wochen laublos.

Es ist wiederholt behauptet worden und sogar in die Lehrbücher übergegangen, daß die europäischen laubwerfenden Bäume in den Tropen immergrün würden. Bekannt ist die Angabe von Alexander von Humboldt, daß die Weinrebe in Cumana wegen des gleichmäßigen Klimas immergrün ist; nach Kerner bleiben die Blätter von Quercus pedunculata, die auf dem warmen, immer feuchten Boden der Solfataren bei Neapel wächst, noch bis Ende April grün und frisch an den Zweigen haften, obschon bereits neues Laub aus den Knospen hervorzubrechen beginnt. Nach demselben Gewährsmann sind die Zentifolien, welche nordwärts der Alpen mit Beginn des Winters ihr Laub verlieren, in Athen, ja selbst in Rom, den ganzen Winter über grün. Ebenso ist der Flieder (Syringa) in Poti am Schwarzen Meere den ganzen Winter hindurch grün belaubt.

Griesebach[1]) sagt: Eine Pflanze ist immergrün, wenn die alten Blätter zur Zeit, wo die neuen Laubtriebe sich entfalten, noch nicht abgestorben sind. Aber dabei kann die Dauer der Funktionen eines Blattes doch sehr ungleich sein. Ich habe in den Tropen verschiedene europäische laubwerfende Bäume gesehen und kann bestätigen, daß manche Bäume das ganze Jahr hindurch mindestens einige grüne Blätter zeigen. In dem botanischen Garten zu Hacgalla standen z. B. mehrere Exemplare von Quercus Robur, die auch von November bis April hier und da die grünen Blätter behielten. Ähnlich verhielten sich auch Aprikosen und Pflaumen. Auf Tjibodas machte ich im Januar dieselbe Beobachtung wie Schimper am 13. Dezember 1889, daß bei Pyrus communis, Pyrus Malus, Quercus pedunculata u. a. das winterliche blattlose, das frühjahrliche, das sommerliche und das herbstliche Stadium an den einzelnen Ästen eines und desselben Baumes zu sehen sind. Und doch möchte ich diese Bäume nicht als immergrüne bezeichnen;

1) Griesebach, Vegetation der Erde, Bd. I, S. 284.

denn die Blätter dauern in allen von mir untersuchten Fällen nur eine Vegetationsperiode. Sowohl auf Tjibodas wie auf dem Hacgalla tritt in der letzten Zeit des Jahres der herbstliche Laubfall bei den europäischen Bäumen ein, und nur ganz vereinzelte Blätter bleiben; bei dem Eintritt der Frühjahrsperiode fallen diese bald ab. In der anatomischen Struktur der Eichen-, Aprikosen- und Pflaumenblätter habe ich keine wesentlichen Unterschiede zwischen den europäischen und den auf Hacgalla eingeführten Bäumen finden können. Die anatomischen Merkmale werden augenscheinlich nicht so schnell variiert, und durch Änderung der klimatischen Bedingungen können wohl die Vegetationsperioden des Laubes kleinen Schwankungen unterworfen werden, aber der Laubfall bleibt doch erblich fixiert. Mr. Nock teilte mir eine Beobachtung mit, die der Erwähnung wert ist. Ein Birnen- oder Apfelbaum, der auf Hacgalla gezogen war und hier immer, jahraus, jahrein, selbst in der Trockenzeit ziemlich grün dastand, wurde nach einer Plantage übergeführt; hier gedieh der Baum sehr gut, verlor aber von jetzt ab einmal im Jahr alle Blätter und stand mehrere Monate ohne Laub[1]).

Wir wissen ja schon aus den vorhergehenden Angaben über das Klima Ceylons, daß trotz der geringen Ausdehnung und Breite der Insel die meteorologische Bedingungen sehr verschieden sind, so daß in irgendeiner Gegend eine mehrmonatliche Trockenperiode herrschen kann, während eine Tagesreise entfernt zur selben Zeit eine ebenso lange Regenzeit eingesetzt hat.

Bei dieser Gelegenheit weise ich auf meine frühere Mitteilung zurück, daß Durio zibethinus z. B. in Peradeniya im Januar

[1]) Nach Heer blühen aus Neu-Holland stammende Bäume in Madeira im Frühling, also zur Herbstzeit ihres Vaterlandes (Über die periodischen Erscheinungen der Pflanzenwelt in Madeira. Verhandlungen der schweiz. naturf. Ges. in Glarus, 1851). Reiche macht die Mitteilung, daß die Blüte- und Fruchtzeit der europäischen Obstbäume in Chile mit derjenigen der einheimischen Gewächse zusammenfällt (Zur Kenntnis der Lebenstätigkeit einiger chilenischer Holzgewächse. Pringsh. Jahrb. 1897).

bis Februar, in Badulla dagegen erst im August blüht, obwohl die Orte nur 35 englische Meilen voneinander entfernt liegen; die Regen- und Trockenperioden treten nämlich an diesen Orten zu ganz verschiedenen Zeiten ein. Careya arborea steht in Peradeniya in den Monaten Februar und März gänzlich blattlos; im Uvadistrikt, wo die Trockenzeit später fällt, tritt der Laubfall in den Monaten Mai und Juni ein[1]).

Wright teilt auch mit, daß gleichfalls wie bei uns die Höhenverhältnisse Bedeutung für den Laubfall haben können. Er führt auch viele Beispiele an, die ihm Treub zum Vergleich zwischen Peradeniya und Buitenzorg zusammengestellt hat; sie bestätigen insgesamt meine Ausführungen.

Während ich den Laubfall als eine direkte Anpassung an klimatische Verhältnisse auffasse, ist von anderer Seite die Meinung ausgesprochen worden, daß das Klima nicht der Urheber der Periodizität sein könne. Haberlandt z. B. meint in seiner Tropenreise (p. 120), daß es in gleichmäßig feuchtem Tropenklima nicht wenige Arten mit periodischer Belaubung gebe, und daß in diesen Fällen die Periodizität nur auf inneren Gründen beruhen könne, oder sie müßte anderen, nicht klimatischen Anpassungen ihre Entstehung verdanken. Im Garten von Buitenzorg zeigten z. B. die Exemplare von Palaquium macrophyllum eine solche Periodizität, deren Unabhängigkeit von äußeren, meteorologischen Einflüssen sich schon dadurch zu erkennen gebe, daß die einzelnen Bäume ihr Laub in verschiedenen Monaten verlören und sich von neuem belaubten.

Schimper verteidigt in seiner Pflanzengeographie (p. 264) die Auffassung Haberlandts und gibt an, daß es in allen Tropengebieten mit sehr schwacher klimatischer Periodizität Holzgewächse gebe, die ohne jede Beziehung zur Jahreszeit in

---

[1]) Die Eiche verliert am Kap der guten Hoffnung im Mai, dem dortigen Winter, ihre Blätter, ist aber nur kurze Zeit, oft nur zwei Monate, blattlos.

längeren oder kürzeren Intervallen (1—6mal jährlich) ihr Laub abwerfen, so daß Bäume derselben Art sich unter denselben äußeren Bedingungen zu ungleicher Zeit belauben und entlauben. Als Beispiel führt er Flamboyant-Bäume (Poincinia regia) an, die in Singapore mit und ohne Laub durcheinander wachsen; ein ähnliches Verhalten hat er auch an manchen Orten für Terminalia Catappa konstatiert.

Nachdem Schimper den schon von mir auf Seite 161 erwähnten Fall mitgeteilt hat, fügt er noch die Bemerkung hinzu: „Solche Fälle von der Jahreszeit unabhängiger Ent- und Belaubung können nur auf innere Ursachen zurückgeführt werden."

Ich habe genügend präzisiert, daß ich durchaus die Ansicht verwerfe, daß innere Ursachen den Abfall der Blätter hervorrufen.

Schon an und für sich haben in diesem Falle die meisten Angaben von den oben erwähnten und verschiedenen anderen Autoren keinen besonderen Wert, weil sie sich nicht auf Studien in der freien Natur, sondern auf Beobachtungen in einem botanischen Garten beziehen. Die Bäume leben hier in der Regel unter ganz neuen Bedingungen, was schon darin seinen Ausdruck findet, daß die meisten ganz anders als im Urwalde aussehen. Im Urwalde werden z. B. die Blätter erst hoch oben — vielleicht 100 Fuß hoch — ausgebildet, während in botanischen Gärten der sonst schlanke Stamm bis zum Grunde mit Ästen und Blättern bekleidet ist. — Auch ist in botanischen Gärten die Verteilung von Licht und Schatten eine andere. Im Urwalde findet man unter den Riesenbäumen noch einen zweiten Wald, dessen Kronen bedeutend weniger hoch sind. Auf Süd-Borneo, wo ich dies besonders gut beobachten konnte, hatte der zweite Wald eine Höhe von 50—60 Fuß. Aber unter diesem Walde im Walde lebt ein dritter, der aus noch kleineren Bäumen besteht und so geht es weiter, bis wir zu den Sträuchern kommen. Nach unten nimmt infolgedessen das Licht immer mehr

ab; am Boden hat man nur einen Schimmer vom Himmel, und selbst in der Mittagsstunde herrscht im Urwalde nur Dämmerlicht.

Es sind dies Verhältnisse, die nie in einem botanischen Garten auch nur annähernd nachgeahmt werden[1]. Hier stehen die Bäume frei oder genießen jedenfalls das volle Sonnenlicht.

Der Wert der oben angeführten Beobachtungen wird sogar noch geringer dadurch, daß die angeführten Bäume nicht allein nicht in Buitenzorg, sondern nicht einmal auf Java zu Hause sind, vielmehr in ganz anderen Gegenden ihre Heimat haben. Poincinia regia stammt aus Madagascar und Palaquium marcophyllum aus Sumatra.

Wie diese Bäume sich in Buitenzorg verhalten, kann ja zur Lösung anderer Fragen von großem Interesse sein; aber über die Ursachen des Laubfalls können sie uns keinen Aufschluß geben, besonders wenn sie sich ganz anders verhalten als die einheimischen Bäume. Ich habe ja Beispiele genug erwähnt, die zeigen, daß, wenn Pflanzen unter neuen und fremden Bedingungen kultiviert werden, sich die Blattanatomie in für den Laubfall sehr wichtigen Punkten ändert.

In bezug auf Urostigma glabellum kann ich nach Kings Monographie der Gattung Ficus (p. 49) angeben, daß der Baum auf den malaiischen Inseln, in Hongkong, Adamans, Burma und in den Wäldern des östlichen Himalajas und Khasi Hills verbreitet ist, also in Gegenden mit sehr wechselndem Klima. Schizolobium excelsum, das gleichfalls von einzelnen Autoren in Buitenzorg beobachtet ist, ist in Brasilien zu Hause.

Will man überhaupt versuchen zu beweisen, daß der Laubfall vom Klima unabhängig ist, dann muß

[1]) Die Berggärten auf Tjibodas (Java) und dem Hacgalla (Ceylon) haben zwar natürliche Wälder in der unmittelbaren Nähe; aber abgesehen davon, daß diese nur einige laubwerfende Bäume enthalten, verlangt das Studium auch einen weit längeren Aufenthalt, als die meisten Reisenden darauf verwenden können.

man sich in erster Linie auf Untersuchungen über endemische Arten stützen, und zwar aus Gegenden, deren klimatische Verhältnisse genau bekannt sind.

Eine besondere Beachtung verdienen die Angaben von Wright; er meint, daß in einigen Fällen innere, in anderen äußere Faktoren den Laubfall bewirken. Wir sind also in diesem Punkte nicht ganz einig.

Wright beginnt seine Auseinandersetzungen (p. 463) in folgender Weise (ich gebe sie in Übersetzung wieder):

Die Tatsache, daß sehr wenige Arten in jedem Jahr eine blätterlose Periode durchmachen, und daß sehr viele immergrüne Pflanzen neue Blätter zu jeder Jahreszeit entfalten, zeigt uns, daß die Wiederkehr der Blätter vornehmlich eine Frage der individuellen Anlage der Pflanzen ist und nur unbedeutend von der klimatischen Umgebung beeinflußt wird. Die Unterschiede in den klimatischen Bedingungen sind in Peradeniya das ganze Jahr hindurch augenscheinlich nicht so, daß es irgend einen großen Vorteil gewähren könnte, das Laub während einer ganz bestimmten Periode zu wechseln, und die Mehrzahl der Pflanzen erzeugt daher Laub aus inneren Ursachen.

Von der Gesamtzahl der 650 endemischen und sonstigen einheimischen Baumarten sind nicht weniger als 560 immergrün, und die Wiederkehr der Blätter der immergrünen ist so unregelmäßig, wie sie nur sein kann. Es gibt nicht einen Monat im Jahr, wo nicht einige von den Arten neues Laub hervorbringen oder das alte abwerfen. Die Lauberneuerung der immergrünen kann jährlich stattfinden wie bei Mesua ferrea, alle zwei Jahre wie bei den Diospyrosarten oder monatlich wie bei den Cinnamomumarten. Sogar Arten, welche sehr große Mengen neuer Blätter zu einer bestimmten Jahreszeit erzeugen, sind während der übrigen Jahreszeit Perioden ohne Blattfunktion unterworfen. Die einzelnen Zweige bringen in unregelmäßigen

Zwischenräumen Blätter hervor und zwar augenscheinlich ohne irgend eine Übereinstimmung mit dem übrigen Teile des Baumes.

Zu diesen Angaben von Wright ist nun zu bemerken, daß die klimatischen Bedingungen in Peradeniya durchaus nicht so gleichmäßig sind; denn, wie aus der früher wiedergegebenen Tabelle hervorgeht, fällt von Mitte Oktober bis Mitte Dezember 3—5 mal mehr Regen als in der Zeit von Mitte Januar bis Mitte Februar, und ungefähr doppelt so viel als in den Wochen von Mitte Juli bis Ende September.

Daß die immergrünen Bäume ihre Blätter zu den verschiedensten Zeiten des Jahres abwerfen, ist durchaus erklärlich. Daß sie auch in der trockenen Zeit viele Blätter verlieren, ist schon von vornherein zu erwarten; aber auch in der Regenzeit haben die immergrünen Bäume dadurch einen nicht geringen Verlust an Laub, daß sie durch Pilze und Epiphyten, die die Ober- und Unterseite oft wie eine zusammenhängende Schicht bedecken und hierdurch sowohl auf die Assimilation wie Transpiration störend einwirken, gezwungen werden, Blätter abzuwerfen. Da die Pilze wie die Epiphyten besonders in der Regenzeit gedeihen, beeinflussen sie in der Trockenzeit naturgemäß den Laubfall weniger. Wenn man in der Regenzeit die abgefallenen Blätter der immergrünen Bäume betrachtet, fällt auf, wie reichlich sie von Pilzen oder epiphytischen Lichenen bedeckt sind.

Wright führt weiter an:

Die zweite bezeichnende Tatsache ist die, daß die endemischen und sonstigen einheimischen Bäume mit abfallendem Laub nicht dieselbe Zeit des Jahres wählen, um ihre alten Blätter abzuwerfen oder sich mit Laub zu bekleiden, und es gibt nicht einen Monat im Jahr, wo die laubwerfenden Arten in voller Belaubung sind. Diese Unregelmäßigkeit ist herrschend, selbst wenn alle Pflanzen unter denselben klimatischen Bedingungen leben. Die Kurven auf Tafel XXIX zeigen, daß in jedem

Monate des Jahres eine oder mehrere Arten entblättert werden können.

Diesen Einwand wird der Leser nach meiner obigen Darstellung schon selbst widerlegen können. Dieser Laubfall findet durch die Anatomie der Blätter seine Erklärung. Wie wir schon gesehen haben, verwelken einige Blätter mit ganz dünner Kutikula schon nach einer kurzen Trockenperiode; andere dagegen, die in anatomischer Beziehung besser angepasst sind, können die äußeren Einwirkungen länger aushalten. Es wäre deshalb geradezu unerklärlich, wenn die Bäume sich anders, als Wright angibt, verhielten; nur spricht dies nicht für, sondern gegen die Behauptung, daß innere Gründe den Laubfall hervorrufen.

Als dritten Beweis gibt Wright an:

Von Interesse ist es, daß bei Pflanzen derselben Art, z. B. bei Cassia Fistula, der Laubfall annähernd zur selben Jahreszeit stattfindet, obgleich sie in den ungleichartigen Klimaten von Peradeniya, Colombo, Vavuniya und Mannar wachsen; dies zeigt, daß die Blattwiederkehr angeboren ist und augenscheinlich sogar bei Verschiedenheit der angeführten klimatischen Bedingungen von selbst bewirkt wird.

Diese Angabe kann ich nicht bestätigen; auf Seite 504 seiner Abhandlung gibt Herbert Wright an, daß in Peradeniya in den Jahren 1902—1905 Cassia Fistula den Laubfall anfangs Januar begann; in den letzten Tagen des Februar oder den ersten Tagen des März war er beendet. Einige Wochen blieb nun der Baum blattlos, und erst am 10. resp. 18. oder 28. März begannen die neuen Blätter auszuschlägen. In Anradhapura und Dambulla waren die Bäume am 1. September in voller Blüte.

Auf der bekannten Insel Ramisseram, die einige Meilen von Mannar liegt, fand ich am 16. März Cassia Fistula blühend,

und am 23. März sah ich dies gleichfalls am Elefantenpaß (nur einige Meilen von Vavuniya entfernt).

Weiter teilt Wright mit:

Ein anderer Punkt, welcher die Bedeutung der inneren Kräfte zeigt, ist der, daß Pflanzen derselben Art, die nur wenig voneinander entfernt stehen, laubabwerfend sind zu Zeiten, welche sich durch viele Wochen und Monate unterscheiden. Haberlandt führt Palaquium macrophyllum als eine Art an, welche in Buitenzorg eine Unabhängigkeit von äußeren Bedingungen in so weitem Maße zeigt, daß einzelne Bäume, welche in derselben Umgebung wachsen, während verschiedener Monate ihre alten Blätter abwerfen und neue hervorbringen.

Wenn man Bäume von Lagerstroemia Flos-reginae, Retz., Bridelia retusa, Spreng., oder Canarium- oder Palaquiumarten beobachtet, so wird man finden, daß, obgleich sie nebeneinander unter denselben physikalischen Bedingungen leben, die Zeit des Abfallens der alten Blätter und der Entfaltung des neuen Laubes und der Blüten bei Exemplaren derselben Art beträchtlich abweicht; bei Bridelia retusa beträgt die Abweichung Monate. Wenn man nun sieht, daß an demselben Standorte von den Exemplaren derselben Art die einen ihre Blätter abwerfen, andere vollständig kahl, viele in voller alter Belaubung und andere in voller neuer Belaubung und Blüten dastehen, so muß man zu der Überzeugung kommen, daß innere Kräfte eine Bedeutung haben.

Auch diese Angaben können meine Auffassung nicht ändern. Gerade bei Lagerstroemia Flos-reginae habe ich gleichfalls in Peradeniya dieselbe Beobachtung gemacht: der Laubfall trat nicht gleichzeitig ein; bei einigen fielen die Blätter schon nach den ersten sonnigen Tagen in der Mitte des Monats Dezember, bei anderen dagegen erst in den ersten Tagen des Februar. Es schien mir dies Verhältnis durchaus erklärlich; denn einige

Bäume wuchsen im Schatten, andere an offenen Stellen; einige waren jung, andere alt. Auch die Wasserversorgung war augenscheinlich sehr verschieden; denn einige standen in der Ebene, andere dagegen an Abhängen, wo das Wasser leichter abfließt. Besonders zu bemerken ist, daß die Blätter eine sehr dünne Kutikula und keine eingesenkten Spaltöffnungen, also nur wenige Schutzmittel gegen zu starke Transpiration besitzen. Es wäre deshalb sehr auffallend, wenn solche Blätter je nach dem Grad des Wassermangels sich nicht ganz verschieden verhielten.

Zum Schlusse werde ich noch die letzte von den wichtigeren Bemerkungen Wrights anführen:

Ein anderer Umstand, welcher erwähnt werden mag, um die Unabhängigkeit von äußeren Kräften zu zeigen, ist das Verhalten der Bäume während der trockenen Jahreszeit. Wenn es einen Teil der Jahreszeit gibt, wo die klimatischen Bedingungen ihren Einfluß ausüben können, so ist es die relativ trockene Zeit im Februar und März. Es kann nicht bezweifelt werden, daß die Umstände die Transpiration während jener Periode außerordentlich begünstigen, und man müßte erwarten, daß jede Art ihre blattlose Phase vorzugsweise in jener Zeit durchmacht. Aber was finden wir? Zuerst sind einige laubwerfende Arten während der heißen und trockenen Jahreszeit im vollen Besitz ihres neuen Laubes, wie Bassia longifolia; zweitens entfalten einige ihr ganzes neues Laub, wenn die Temperatur und die Trockenheit der Luft ein Maximum betragen, wie bei Swietenia Mahagani, Careya arborea, Ficus asperrima, Gmelina arborea, Sterculia Balanghas, Phyllanthus indicus, Spondias mangifera, Terminalia belerica, Sterculia Thwaitesii, Lagerstroemia flos-reginae u. a., und schließlich verschieben Bäume wie Albizzia procera und Pterocarpus echinatus oft ihre blätterlose Phase bis zu den feuchten und kalten Monaten Juni und Juli, wo die Transpiration und die Assimilation gewöhnlich dem Minimum nahe sind. Solche Arten zeigen, daß sie entweder

fähig sind, ihren angeborenen Laubfall einem periodischen und regelmäßigen Klima gegenüber fortzusetzen, oder daß sie weniger plastisch als andere sind. Es mag sein, daß sich die Arten bei der Wanderung an einem Standort angesiedelt haben, wo das Klima nicht mit dem ursprünglichen Laubfall im Einklang stand, und es wird für das Zustandekommen einer Anpassung geraume Zeit erforderlich sein. Aus diesen und anderen Betrachtungen kann geschlossen werden, daß die sichtbare Unregelmäßigkeit ein Ausdruck der Autonomie der Arten ist und unter Umständen durch das Klima nicht verändert wird. So nach Wright.

Über den Laubfall bei Bassia longifolia habe ich schon früher kurz berichtet[1]). Am 8. Januar stand der Baum ganz grün, am nächsten Tage fingen die Blätter an zu fallen, und schon am 13. d. Mts. war der Baum ganz blattlos; aber schon am nächsten Tage begannen die neuen Blätter zu sprossen, und am 24. Januar hatte der Baum sein normales Aussehen angenommen, wenn auch die Blätter wegen ihres Mangels an Chlorophyll sehr hell erschienen. Erst Anfang Februar hatten auch diese die tropische, dunkelgrüne Farbe angenommen.

Auf Taf. I, Fig. 12 habe ich einige junge Blätter und Blüten abgebildet, die am sechsten Tage nach dem Ausschlagen des Laubes gezeichnet sind.

Alle die oben von Wright gemachten Angaben leiden darunter, daß sie sich auf Bäume beziehen, die in Peradeniya nicht zu Hause sind, sondern eigentlich unter ganz anderen klimatischen Bedingungen zu wachsen gewohnt sind. Bassia longifolia kommt wild nur in den trockenen Regionen der nördlichen Provinzen vor. Swietenia Mahagani stammt aus Westindien und Peru, Albizzia procera aus Indien und Pterocarpus echinatus von den Philippinen. Careya arborea gehört zu den gewöhnlichsten Bäumen der großen Grasflächen Ceylons, in der Regel steht er hier ganz einsam und verliert in der Trockenzeit

[1]) Sitzungsberichte der Berliner Akademie l. c. pag. 661.

die Blätter; nach meinen Beobachtungen erscheinen diese erst nach vorhergehendem Regen.

Ficus asperrima, Gmelina arborea gehören der feuchten Zone an und steigen bis 5000′ hoch, während die übrigen in dem feuchten Tieflande (ungefähr 2000′) zu finden sind; nur Sterculia Twaitesii gehört den trockenen Gegenden an.

Die Frage ist nun, wie diese Bäume in der freien Natur sich verhalten; darüber gibt uns aber Wright gar keinen Aufschluß; denn alle seine Beobachtungen — wie ich noch einmal betone — sind in Peradeniya ausgeführt.

Wir müssen übrigens scharf zwischen Laubfall und Laubentwickelung unterscheiden und nicht Schlüsse von einem aufs andere ziehen. Der Laubfall tritt durch Mangel an Wasser ein, und das Laub entwickelt sich, sobald Wasser wieder aufgenommen werden kann.

Ich werde nun einige Angaben über verschiedene der allgemeinsten laubwerfenden Bäume Ceylons folgen lassen.

Bombax malabaricum DC. gehört zu den größten Bäumen Ceylons; er erreicht eine Höhe von 150 Fuß und bisweilen einen Umfang von 40 Fuß; er wächst mit großer Schnelligkeit. Nach Hooker kommt er im tropischen östlichen Himalaja vor, in den warmen Waldregionen Indiens bis Burma und Ceylon, auch auf Java und Sumatra. In Ceylon wächst er ausschließlich im feuchteren Tieflande. Der Baum ist überaus charakteristisch durch seine horizontal ausgestreckten Zweige, und lenkt besonders im blattlosen Stadium die Aufmerksamkeit aller Reisenden auf sich. Von Dezember bis Anfang April ist er vollständig blattlos. Kaum setzt die Trockenperiode ein, so beginnt das Laub abzufallen. Die Zeit der Blüte ist auf Ceylon von Mitte Januar bis Mitte Februar. Die Blätter sind glatt und dünn und erreichen eine Länge von 15—30 cm. Die Kutikula ist dünn, und besondere Schutzmittel gegen das Austrocknen des Laubes sind nicht vorhanden.

Eriodendron anfractuosum DC. scheint auf Ceylon nicht einheimisch zu sein, während der Baum sonst in den Tropen der neuen wie der alten Welt vorkommt. Er verliert im Dezember die Blätter; die neuen erscheinen im April. Die Zeit der Blüte ist Februar und März. Die Anatomie der Blätter wie bei den vorhergehenden. Wächst in Ceylon nur im Tieflande; sehr großer Baum.

Melia dubia in feuchtem Tieflande, sonst in Indien, im tropischen Afrika, Asien und Australien. In der Trockenzeit blattlos. Die neuen Blätter und Blüten erscheinen gleichzeitig in den letzten Tagen des Februar oder anfangs März. Die Blattanatomie wie bei den vorhergehenden. Sehr großer Baum.

Meliosma Arnottiana kommt nur in den Gebirgsgegenden vor, z. B. in Südindien. In Ceylon findet man ihn bei 4000 Fuß und höher. Im Januar (nach Eintreten der Trockenzeit) steht der Baum einige Zeit ganz blattlos. Die wundervollen cremefarbigen Blüten kommen im April. Die Blattanatomie wie bei den übrigen. Es finden sich nahestehende Arten, die aber keinen Laubfall haben: bei diesen sind die Epidermiszellen bedeutend größer, und die Kutikula ist doppelt so dick.

Odina Wodier kommt in Indien, Burma und im Tieflande von Ceylon vor. Von Januar bis April blattlos: in diese Periode fällt die Zeit der Blüte. Die dünnen Blätter sind wie bei den vorhergehenden laubabwerfenden Bäumen gebaut.

Spondias mangifera findet sich durch das ganze tropische Asien, auf Ceylon im feuchten Tieflande. Sie verliert in der Trockenzeit für einige Zeit die Blätter, die 20—30 cm lang, sehr dünn und glatt sind. Die Zeit der Blüte fällt in den Februar; die neuen Blätter kommen im April. Die Blattanatomie wie bei den vorhergehenden (Taf. II Fig. 8 d).

Terminalia belerica Roxbl. ist über Indien, die malaiischen Inseln usw. verbreitet, auf Ceylon im feuchten Tieflande und in der sogenannten Zwischenregion. Ein sehr großer Baum, der das Laub im Januar abwirft; im Laufe des März, bisweilen erst im April,

wächst es allmählich wieder. Die Blätter werden 10—15 cm lang; in der Anatomie verhalten sie sich wie die vorhergehenden.

Gyrocarpus Jacquini Roxl. Blätter 10—15 cm lang. In Indien, im malaiischen Archipel und auf Ceylon sehr häufig, in Ceylon allerdings nur in den trockensten Gegenden und in der weniger trockenen Zwischenregion. Während der Trockenzeit verliert der Baum die Blätter; in dieser Zeit blüht er einige Wochen. Die Blätter erscheinen anfangs April und sind dann durch eine kräftige Haarbekleidung gegen zu starke Verdunstung geschützt; später fällt diese ab. Die Blätter sind dünn; die Kutikula ist nicht verdickt, dagegen die Epidermis zweischichtig; sonst zeigen die Blätter keine Schutzmittel gegen Austrocknen des Laubes (Taf. XVI Fig. 115a—b).

Careya arborea, der Charakterbaum der niederen Patanas, wo er in der Regel ganz einsam und isoliert steht. In der Trockenzeit verliert er die Blätter. In Peradeniya erschienen diese im April wieder; sie sind etwas lederartig, die Kutikula ist aber nicht verdickt, und Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung sind nicht ausgebildet (Taf. II Fig. 8a).

Lagerstroemia Flos reginae Retz.: ein sehr großer Baum, der in Indien, auf den malaiischen Inseln, in China usw. vorkommt; auf Ceylon nur in dem feuchten Tieflande. In der trockenen Periode verliert er kurze Zeit das Laub; die neuen Blätter erscheinen April bis Juli. Die Blätteranatomie die gewöhnliche (Taf. XVI Fig. 114).

Tetrameles nudiflora Br. wächst im westlichen Indien, Sikkim, Burma, Java und in den Wäldern des Tieflandes bis 3000 Fuß hinauf. Der Baum gehört zu den größten Ceylons, Februar bis März steht er blattlos; die Blütezeit fällt in diese Periode ein. Die Blätter sind ohne besondere Anpassungen.

Adina cordifolia Hk. Ein sehr großer Baum, der in Indien und Burma vorkommt. In Ceylon wächst er hauptsächlich in dem trockenen Gebiet und nur bisweilen in der Zwischenregion;

die dünnen Blätter fallen während der Trockenperiode für längere oder kürzere Zeit ab; die jungen sind mehr oder weniger behaart. Die Blätter ohne Schutzmittel gegen Austrocknen.

Bassia longifolia L. Mant: In den trockensten Gegenden von Südindien und Ceylon. Verliert während der Trockenperiode die Blätter; nach kurzer Zeit erscheinen die neuen. Epidermis zweischichtig, sonst ist der Blattbau wie bei den vorhergehenden. (Vergl. Taf. II Fig. 12.)

Phyllanthus Emblica kommt in Indien, im malaiischen Archipel und China vor. Es bildet auf Ceylon mit Careya arborea oft die einzige Baumvegetation der Patanas. Beide sind während der Trockenperiode blattlos. Blattbau in bezug auf Schutzmittel wie bei den anderen.

Phyllanthus indicus Muell. verliert gleichfalls in der Trockenperiode die Blätter; sie sind dünn und glatt. Der Baum kommt in Südindien und im feuchten Tieflande von Ceylon vor (bis 2000 Fuß hinauf). Blattbau in bezug auf Schutzmittel wie bei den vorhergehenden.

Eine sehr nahestehende Art ist P. cyanospermus Muell. Die Blätter sind vollständig wie bei P. indicus und sollen sich in jeder Beziehung ebenso verhalten. Es ist keine gute Spezies: sie ist auf Ceylon im feuchten Tieflande endemisch.

Sapium insigne Prim, wächst im tropischen Himalaja, im östlichen Bengalen, Birma und in den Trockenregionen von Ceylon. Steht in der Trockenzeit ganz blattlos; in dieser Zeit blüht der Baum. (Vergl. Taf. I Fig. 5.)

Holoptelea integrifolia Planch. ist über Indien, Burma, Cochinchina verbreitet. Auf Ceylon nur in den Trockengegenden; in der Trockenperiode blattlos.

Artocarpus Lakoocha in Indien, Burma, auf den malaiischen Inseln usw. Auf Ceylon in den feuchten Gegenden bis 3000 Fuß hinauf. Verliert die Blätter in der Trockenperiode.

Ficus infectoria. Endemisch. Kommt in dem feuchten Tief-

lande vor. Der Baum verliert in der Trockenzeit das Laub (vergl. Taf. I Fig. 2 und 3). Die Blätter sind dünn und glatt, die Spaltöffnungen nicht eingesenkt und die Kutikula ist kaum verdickt, obschon dies in der Regel bei den Ficusarten der Fall ist. Auf Taf. XVI Fig. 109 und 110 ist ein Blattquerschnitt und eine Spaltöffnung abgebildet; zum Vergleich sind in Fig. 112 und 113 dieselben von der immergrünen F. bengalensis wiedergegeben. Bisweilen kommen beide Bäume in denselben Gegenden vor. Ficus bengalensis wächst sonst hauptsächlich in den trockeneren Zonen.

Allaeanthus zeylanicus Thw. Auf Ceylon endemisch (in der Nähe von Peradeniya). Verliert das Laub während der Trockenperiode; es ist sehr dünn und gleichfalls ohne die gewöhnlichen Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung[1]).

Crataeva Roxburghi wächst in den trockensten Gegenden Indiens und des tropischen Afrikas, in Ceylon gleichfalls nur in den trockenen Gegenden. Im Garten von Peradeniya verliert der Baum das Laub in der Trockenperiode, aber schon im Februar oder März erscheint es wieder. Wie er sich auf seinem natürlichen Standort verhält, ist mir nicht bekannt; ich weiß nur, daß er auch dort sein Laub zu gewissen Zeiten verliert (Taf. I Fig. 7).

Sterculia colorata ist über Indien, Burma und die Trockengegenden Ceylons verbreitet. Die Blätter fallen während der Trockenperiode ab.

Chloroxylon Swietenia aus Südindien und den trockenen Gegenden Ceylons verliert die Blätter während der Trockenzeit.

Adenanthera pavonia L. kommt in Indien, im malaiischen Archipel, auf den Philippinen, in China usw. vor. In Ceylon wächst der Baum im Tiefl ande. Es verliert im Januar sein Laub, das im Fe-

1) Nach Trimen, Wright, Lewis, Broun u. a. zeigen außerdem folgende endemische Bäume Laubfall: Artocarpus nobilis, Canarium zeylanicum, Canthium macrocarpum, Holarrhena mitis, Julostylis angustifolius, Pericopsis Mooniana, Sapindus erectus, Sterculа Thwaitesii, Terminalia parviflora, Dipterocarpus zeylanicus, Hydnocarpus venenata, Doona cordifolia, Semecarpus Gardneri, Phyllanthus cyanospermus und Debregeasia Wallichiana. Sämtliche verlieren für längere oder kürzere Zeit in der Trockenzeit ihr Laub.

bruar wieder erscheint. Die Blütezeit ist im April. Die Blätter sind dünn und glatt und ohne Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung.

Erythrina indica in Indien, auf den malaiischen Inseln, Java, Polynesien usw. Auf Ceylon im Tieflande. Ein großer Baum, der in der Trockenzeit sein Laub verliert; während dieser Zeit erscheinen die Blüten; Blätter glatt und dünn, 15—25 cm lang; in anatomischer Beziehung wie die anderen.

Pongamia glabra Vent: im tropischen Asien, auf den Seychellen usw. Auf Ceylon im Tieflande; Brandis gibt an, daß der Baum meistens immergrün ist. Auf Ceylon verliert er bei Eintreten der Trockenzeit im Januar die Blätter. Das neue Laub erscheint im Februar.

Aus diesen Angaben geht zur Genüge hervor, daß die meisten laubwerfenden Bäume ihre Blätter durchgehends in den Monaten Januar bis März, also in der Trockenzeit, verlieren. Mir ist überhaupt kein Baum mit Laubfall in der Regenzeit sicher bekannt; es mögen wohl auch dann Blätter abfallen, aber es kommt nicht vor, daß einheimische Bäume in der Regenzeit blattlos werden.

Natura non facit saltus. Eine ganz bestimmte Grenze zwischen laubwerfenden und immergrünen Bäumen wird man nicht ziehen können. Es gibt viele Bäume, die Zwischenstufen bilden; wir haben einige, wie Bassia longifolia u. a., die oft nur einen Tag, andere einige Wochen, wieder andere, die viele Monate lang blattlos verbleiben. Einige werfen zugleich alle Blätter ab, andere dagegen zunächst einige und den Rest erst dann, wenn jene schon wieder ersetzt sind[1]).

Daß die Entwickelung des Laubes ohne Mitwirkung des Wassers nicht möglich ist, sollte im Grunde keiner Erwähnung bedürfen. Die Behauptung, daß sie aus inneren, unbekannten

[1]) Bei Ficus Arnottiana und F. mysorensis tritt der Prozeß nur stellenweise ein, so daß hier und dort grosse blattlose Partien erscheinen. Sobald diese mit neuen Blättern versehen sind, stellt sich der Laubfall an anderen Teilen des Baumes ein, bis schließlich alle Zweige neue Blätter erhalten haben. Bei Ficus Arnottiana tritt der Laubfall in der Regel im August ein.

Ursachen hervorgeht, macht es aber notwendig, daran zu erinnern. Welche Rolle die Regenzeit spielt, sieht man ja besonders in Wüstengegenden, wo der Regen nicht periodisch eintritt. Die wilden Bäume, die in „Happy Valley" in Aden jahrelang blattlos dastehen, bilden das Laub kurze Zeit nach einem Regenfall, der allerdings nur selten eintritt.

Hieraus geht hervor, daß der Laubfall nur mit solchen inneren Gründen zusammenhängt, welche unter dem Einfluß von klimatischen Faktoren zur Geltung kommen; bei gleichmäßigen Vegetationsbedingungen unterbleibt er. Die Blätter, die bei Beginn der Trockenperiode abfallen, sind anatomisch nicht so gebaut, daß sie eine solche Periode zu überdauern imstande wären. Selbst wenn die klimatischen Bedingungen ausnahmsweise günstiger werden, verzögert dies nur den Laubfall; nach einiger Zeit tritt er aber doch ein: die Fähigkeit, das Laub abzuwerfen, ist eine erbliche Eigenschaft geworden. Der Umstand, daß der Laubfall bei den endemischen Arten immer in die Trockenperiode fällt, beweist die Abhängigkeit desselben von klimatischen Faktoren.

(Vergl. die Blattquerschnitte laubwerfender Bäume auf Taf. XVI, sowie die Tafelerklärung.)

Bei dieser Gelegenheit liegt es nahe, einige Bemerkungen über die Bildung von Knospen bei den tropischen Bäumen einzuschalten. Schimper gibt in seiner Pflanzengeographie (S. 354) an, daß die Laubknospen im Regenwalde einen scharfen Unterschied, mögen sie sich im aktiven oder im ruhenden Zustande befinden, nicht aufweisen. Der Typus der Winterknospen mit ihrer mächtigen, trockenen Schuppenhülle und reichen Gliederung soll seiner Meinung nach dem immer feuchten Walde fremd sein, während er in trockenen Wäldern und Savannen auftritt.

Diese Angabe von Schimper ist nicht ganz zutreffend; denn verschiedene Bäume der Regenwälder Ceylons haben teilweise sehr deutliche Knospen. Auf Tafel II, Fig. 9 habe ich z. B. Litsaea tomentosa gezeichnet, deren Knospen mit großen Schuppen versehen sind; der Baum wächst in den regenreichsten Gegenden der Insel. Auch bei Litsaea fuscata, die gleichfalls in diesen Zonen wächst und sogar endemisch ist, sind die Knospen in derselben Größe ausgebildet. Kleiner sind sie dagegen bei Litsaea zeylanica. Auch bei einer anderen, nahe verwandten Lauraceen-Gattung, Actinodaphne, habe ich Arten gefunden, die ebenfalls große Knospen bilden, wie z. B. Actinodaphne ambigua und die endemische A. speciosa.

Soweit mir bekannt, hat von den oben erwähnten Bäumen nur Litsaea tomentosa Laubfall, die übrigen sind immergrün; die Knospenbildung läßt aber vermuten, daß sie alle eine Ruheperiode haben.

Aber auch bei anderen Bäumen, die ausschließlich den regenreichsten Zonen angehören (jährliche Regenmenge 6—9 m), wie z. B. Lagerstroemia Flos reginae, finden wir kleine Knospen, mit Schuppen bekleidet.

Mit der Bildung von großen Knospen hängt auch eine andere Erscheinung zusammen, die oft in den populären Beschreibungen erwähnt wird. Die Bäume „schütten“ die Blätter aus, sagt Treub im Hinblick auf die schnelle Entfaltung des Laubes. Es hat auch etwas sehr Überraschendes, Bäume, die heute ganz laublos dastehen, morgen in vollem Blattschmuck zu sehen. Beispiele hierfür bieten verschiedene laubwerfende Ficusarten. Auf Tafel I sind Knospen und junge Blätter von einigen abgebildet. Fig. 1 stellt junge Blätter von Ficus religiosa dar, die zwei Tage alt sind; die Blätter bleiben also, bis sie eine ganz bedeutende Größe erreicht haben, von den Nebenblättern eingehüllt; nach der Entfaltung fallen diese schnell ab. Bei Ficus Tsjakela, die in Fig. 4 dargestellt ist, sind die

Nebenblätter noch erheblich größer (8—12 cm lang); die Zeichnung stellt einen Zweig dar und wurde einen Tag nach der Entfaltung der Blätter aufgenommen. Die Nebenblätter bleiben nur noch 1—2 Tage sitzen und fallen dann ab. Sie sind ganz dünn und reichlich mit Haaren bekleidet; ihre Aufgabe ist augenscheinlich, die jungen Blätter zu schützen, bis sie eine genügende Größe erreicht haben.

Auf Seite 156 habe ich beschrieben, wie der Laubfall bei Ficus religiosa sich abspielt. Bei Ficus Tsjakela stand der Baum ganz kahl und laublos; 24 Stunden später hatten die Zweige das Aussehen, das auf Fig. 4 dargestellt ist; der ganze Baum war dicht mit Laub bedeckt.

Die Ausbildung der Knospen dauert dagegen entschieden länger. Auf Tafel I, Fig. 2 und 3 habe ich Knospen von Ficus infectoria gezeichnet, die erstere ungefähr 14 Tage, die letztere unmittelbar vor der Laubentfaltung. (Vergl. Seite 180.)

Im übrigen nähern wir uns hier einem Problem, das Veranlassung zu vielen Beobachtungen in den Tropen geben wird; ich meine die Ausbildung der verschiedenen Schutzmittel der jungen Blätter gegen äußere Einwirkungen. Oft sind die Blattanlagen mit Haaren bekleidet, aber sonst unbedeckt. Ein gutes Beispiel hierfür, Dipterocarpos hispidus, habe ich auf Tafel I, Fig. 6 b wiedergegeben; die jungen Sprosse und Knospen sind mit einem dicken Filz von braunen Haaren bekleidet. Auch andere Dipterocarpeen bieten ähnliche Beispiele. Sie sind alle endemisch, gehören teilweise zu den höchsten Bäumen Ceylons und wachsen in den regenreichsten Provinzen.

Treub[1]) erwähnte zuerst, daß bei vielen Gattungen der Apocyneen die Knospen durch eine dünne Schicht eines wachsartigen Stoffes geschützt sind. Ich habe auf Tafel II, Fig. 11 Tabernaemontana dichotoma[2]) dargestellt; bei dieser sehen die

[1]) Vergleiche Potter, Observations of the Protection of Buds in the Tropics, The Journal of the Linnean Society, Botany Vol. 28 p. 343. Percy Groom, On Bud protection in Dicotyledons. The Transactions of the Linnean Society of London, May 1893.

[2]) Schimper, Pflanzengeographie p. 354.

Knospen so aus, als wären sie von einem Tropfen Wachs bedeckt. Bei Gardenia latifolia, Webera corymbosa und anderen Rubiaceen kommen ähnliche Wachsausscheidungen vor.

Nicht selten werden die jungen Blätter von den Nebenblättern geschützt, die anfangs viel schneller als die Blattspreiten wachsen. Hier bieten verschiedene Rubiaceen treffliche Beispiele. Bei Shorea stipularis (einer Dipterocarpee) erreichen sie bisweilen eine Länge von 2—3 cm, wie schon aus meiner Zeichnung Tafel II, Fig. 14 zu ersehen ist; sie sind lederartig und bleiben sitzen. Außerdem werden die jungen Blätter auch dadurch geschützt, daß sie in einer schleimigen Ausscheidung liegen.

Bei Wormia Burbudgei[1]) (Tafel II, Fig. 13) werden die jungen Sprosse von dem untersten Teil des Blattes eingeschlossen, bei Wormia triquetra (Tafel II, Fig. 17) von zwei Flügeln, die sich unten am Blattstiele befinden.

Schimper beschreibt die bei einigen Holzgewächsen vorkommenden Kammern zwischen den Blattstielen der nächstälteren, stets in zwei- oder mehrgliedrigen Quirlen stehenden Blätter. Bei Alstonia scholaris (Tafel II, Fig. 10) sind die hakenförmigen Blattbasen seitlich zusammengeklebt und lassen oben einen Spalt offen, aus welchem die anfangs verborgene Knospe nach einiger Zeit hervorwächst.

Bei Artocarpus integrifolia und incisa (Tafel II, Fig. 15 und 16) sind die Knospen, wie aus meiner Zeichnung zu ersehen ist, recht lange von den Nebenblättern umgeben.

Bei allen diesen Schutzmitteln habe ich konstatieren können, daß, sobald sie künstlich entfernt werden, die Knospen eintrocknen und absterben und die Schutzmittel also eine absolute Notwendigkeit für das Fortleben der Pflanzen sind.

Eine ganz besondere Art von Schutzmitteln gegen Aus-

[1]) Treub, Jets over knopedekking in de tropen. Ref. Bot. Centralblatt Bd. 35 (1888) p. 328. Verschiedene von mir erwähnte Fälle über Knospenschutz in den Tropen sind schon in den erwähnten Abhandlungen angegeben. Die Zeichnungen sind aber durchgehends wenig instruktiv.

trocknen bieten die Blätter verschiedener monokotyler Pflanzen; sie sind nämlich dütenförmig zusammengefaltet. In der freien Natur sind diese Dütchen morgens immer mit Tauwasser gefüllt, das sich in der Regel auch während der Trockenzeit den ganzen Tag über erhält. Wiederholt konnte ich beobachten, daß, wenn an sonnigen Tagen das Wasser abgegossen wurde, die jungen Blätter austrockneten, aber wieder turgeszent wurden, sobald man neues Wasser zugesetzt hatte. — Solche „Dütchenblätter" habe ich bei verschiedenen Pflanzen gefunden, als Beispiele habe ich Canna indica (Taf. II. Fig. 18 und Vanilla planifolia (Taf. III. Fig. 19) gezeichnet: diese letztere kommt bekanntlich nicht wild auf Ceylon vor.

Bei verschiedenen tropischen Bäumen ist während der laublosen Zeit äußerlich nur wenig von Knospen zu sehen, und die Zweige sehen wie abgestorben aus, wie dies bei Careya arborea der Fall ist (Tafel II. Fig. 8a). Bei Crataeva Roxburghi (Tafel I, Fig. 7), Sapium insigne (Tafel I, Fig. 5) kommen ganz kleine Knospen über den Blattnarben vor (dies ist auch der Fall bei den nicht ceylonischen Arten, Schizolobium excelsum, auf Tafel I, Fig. 6a abgebildet, und Plumeria acutifolia (Tafel II, Fig. 8b). Bei Bassia longifolia (Tafel II, Fig. 12 und Spondias mangifera (Tafel II. Fig. 8d) sind die Knospenschuppen sehr dick, und ihre schützende Wirkung wird durch Bildung von großen Schleimbehältern vergrößert; bei der ersten zeigen sie sogar eine Korkschicht. Bei Bombax malabaricum sind die Knospen dagegen mit dünnen Schuppen bekleidet (Taf. II Fig. 8c).

Die jungen Blätter sind in der Regel anfangs durch verschiedene Schutzmittel gegen zu starke Transspiration geschützt. Bei Bassia longifolia und vielen anderen sind sie von wachsartigen Ausscheidungen überzogen: bei vielen, besonders solchen, die erst in der Regenzeit ihre neuen Blätter entfalten, sind keine besonderen Schutzmittel nachweisbar.

Einfluß des Klimas auf die Ausbildung der Zuwachszonen.

Die Veranlassung, mich mit diesem Problem näher zu beschäftigen, gab die große Sammlung von Holzstücken ceylonischer Bäume, die sich in Peradeniya befindet, und das ausgezeichnete Material, das mir seitens der Forstverwaltung in Colombo zur Verfügung gestellt wurde.

Das Ziel meiner Untersuchungen war der Nachweis, daß die Bildung der Zuwachszonen durch klimatische Faktoren angeregt wird, und daß diese durch direkte Anpassung erworbene Eigenschaft erblich fixiert werden kann.

Sachs[1]) versuchte die Entstehung der Jahrringe kausal zu erklären, indem er eine Änderung des Rindendruckes während der Vegetationsperiode als Ursache ansah. De Vries[1]) bemühte sich, diese Vorstellung durch experimentelle Untersuchungen zu stützen. Durch Krabbes[1]) Studien im hiesigen Institut ist die Theorie von Sachs hinfällig geworden: er wies nach, daß die Rindenspannung das ganze Jahr hindurch annähernd konstant bleibt, und daß die hierbei wirksamen Kräfte zu gering sind, um anatomische Veränderungen im Jahrring hervorzurufen.

1) Siehe Literaturverzeichnis.

Hartig[1]) und Wieler[2]) vertraten dagegen die Meinung, daß die Jahrringbildung auf Ernährungsvorgänge zurückzuführen sei; ersterer hält das Herbstholz für das besser ernährte, während Wieler umgekehrt das Auftreten von Spätholz als Wirkung ungünstigerer Ernährung ansieht[3]). Jedenfalls geht aus den Untersuchungen hervor, daß diese Arten die Bildung der Jahrringe auf klimatische Faktoren zurückzuführen suchen.

Wenn man zum ersten Male eine größere Sammlung tropischer Holzstücke sieht, scheint es fast unmöglich, die Bildung der Jahrringe von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu betrachten; denn in allen Zonen finden sich Ausnahmen, und dies nicht allein unter den eingewanderten, sondern auch unter den endemischen Arten. In den trockenen Gebieten, in dem feuchten Tieflande sowie in den Hochgebirgen finden sich Arten teils mit, teils ohne Jahrringe, die nebeneinander wachsen. Ja selbst in dem kleinen Gebiete, das hauptsächlich Kukulu koralé, Hinidum Patu und Singha Raja forest umfaßt, wo die jährliche Regenmenge 5—6 m beträgt, und wo sonnige Tage

[1]) Hartig, Ein Ringelungsversuch. Allgem. Forst- und Jagdzeitung 1889, S. 403.

[2]) Wieler, Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums. Jahrbücher für wiss. Botanik XVIII. Bd., 1887, S. 70.

[3]) Hartig begründet seine Anschauung in folgender Weise: „Die kambiale Tätigkeit beginnt je nach Holzart, Standort, Baumteil am oberirdischen Stamme in der Regel zwischen Mitte April und Mitte Mai, d. h. zu einer Zeit, in der alle Ernährungsfaktoren noch wenig günstiger Art sind. Die neue Belaubung fehlt noch oder ist noch nicht vollständig ausgebildet, um intensiv assimilieren zu können; die Tage sind relativ kurz, und somit die Lichtwirkung noch gering; vor allem ist die Temperatur, die ja für alle Prozesse des Stoffwechsels besonders maßgebend ist, eine niedrige. Die Organe, welche in dieser Wachstumsperiode entstehen, zeichnen sich durch Dünnwandigkeit aus."

Hierzu ist zu bemerken, daß bei den tropischen Bäumen, die ich Gelegenheit gehabt habe zu untersuchen, nur diejenigen mit Jahrringen versehen sind, bei denen der Beginn des neuen Zuwuchses in der Regel mit dem Anfang der Regenperiode zusammenfällt. Wenn man den oben erwähnten Gedanken von Hartig auch auf die Ausbildung der Jahrringe in den Tropen ausdehnen will, dann scheint mir das mit den Tatsachen nicht übereinzustimmen; denn die kambiale Tätigkeit beginnt dort durchaus nicht zu einer Zeit, in welcher alle Ernährungsfaktoren noch wenig günstiger Art sind. Besonders sind die Temperatur und die Lichtintensität beim Anfang der Regenperiode nicht niedriger als am Schluß, zu welcher Zeit der Jahrring oft fertig gebildet erscheint.

nur einige Mal in der Woche vorkommen, selbst dort finden sich Bäume mit Zuwachszonen.

Nur wenn wir die Bildung der Zuwachszonen mit der Funktion der Leitungsbahnen und der Transspiration des Laubes in Zusammenhang bringen, ist es möglich, vom Standpunkt der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise aus die Kausalitätsverhältnisse klarzulegen.

Die bisher erschienenen Arbeiten über die Zuwachszonen tropischer Bäume, über welche A. Ursprung ausführlich referiert hat, lassen leider genaue Angaben über den Laubfall vermissen.

Bei der Bildung der Zuwachszonen finden sich in bezug auf Deutlichkeit die verschiedenartigsten Abstufungen von scharf ausgeprägten Holzringen bis zu völlig zonenlosem Gewebe. Parallel hiermit verläuft die Transpirationstätigkeit der Gewächse: Die Verdunstungsabstufungen und die Jahrringbildung stehen im engsten Zusammenhange.

Wir haben in dem vorhergehenden Abschnitte gesehen, daß sich bei den tropischen Gewächsen alle denkbaren Übergänge von laubwerfenden Bäumen bis zu solchen, die das ganze Jahr hindurch ihre Blätter behalten, finden. Melia dubia steht z. B. einige Zeit gänzlich blattlos, Odina Wodier behält immer einige Blätter, bei Tectona grandis bleibt während der Trockenzeit ungefähr $^1/_4$ derselben stehend, bei Alstonia scholaris $^3/_4$, und so geht es weiter; alle Stadien zwischen den beiden Extremen sind vertreten. Hieraus geht schon hervor, daß mit dem Ausdruck „immergrün“ im Grunde wenig gesagt ist, und daß er Spielraum für die verschiedensten Auslegungen bietet. Bei dem Wort „laubwerfend“ herrscht dieselbe Unbestimmtheit. Es finden sich Bäume, wie Bombax malabaricum, die 4—5 Monate blattlos sind, ja verschiedene Bäume in Aden können sogar noch länger in

diesem Zustande verweilen; andere dagegen, wie Phyllanthus indicus, Terminalia parviflora, zeigen schon am zweiten oder dritten Tage nach dem Laubfall die neuen Blätter. Weiter ist auch die Dauer der Entfaltung der neuen Blätter ganz verschieden, einige stehen beinahe sofort in vollem Blattschmuck, andere dagegen erst nach Verlauf von Monaten.

In meiner Mitteilung an die Akademie machte ich schon darauf aufmerksam, daß nach meinen Transpirationsversuchen die neugebildeten Blätter anfangs eine weit größere Verdunstung zeigen als im späteren Alter, ein Unterschied, der bei Betrachtung der anatomischen Verhältnisse leicht erklärlich ist. Die Oberhaut der jungen Blätter ist zuerst gar nicht kutikularisiert, wie auch die übrigen Einrichtungen, die als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration dienen, erst später zur Ausbildung gelangen. Es ist schon längst bekannt, daß die Verdunstungsgröße mit dem Alter des Blattes sich ändert. So haben v. Hoehnel, N. J. C. Müller u. a. gezeigt, daß junge Blätter (nicht nur die jüngsten) unter sonst gleichen äußeren Bedingungen mehr Wasser verlieren als alte[1]). Um die Bildung der Jahrringe zu verstehen, ist es notwendig, daß wir uns diesen Umstand vergegenwärtigen.

Bekanntlich entfaltet sich das Laub in den Tropen oft überaus schnell, ich erwähnte ja schon früher einige Beispiele hierfür; oft steht der Baum schon nach einigen Tagen ebenso reich an Blättern da wie vor dem Laubfall.

Mit absoluter Notwendigkeit müssen nun schnell neue Leitungsbahnen angelegt werden; denn die trachealen Elemente, die für die Bedürfnisse der alten Blätter genügten, reichen nicht mehr aus, nachdem die Transpiration bedeutend vergrößert ist. Und dazu kommt noch, daß die Zweige anfangen zu wachsen

[1]) In Burgersteins „Transpiration der Pflanzen" finden sich auf Seite 58 u. f. hierüber verschiedene Literaturangaben.

und die Blattmasse in kürzester Zeit bedeutend größer ist wie jemals früher.

Ich lasse nunmehr eine Anzahl von Beispielen folgen, die den Zusammenhang zwischen Holzringbildung und Transpiration zeigen werden. Auf Tafel I, Fig. 0 habe ich in sehr verkleinertem Maßstabe ein Holzstück von Melia dubia gezeichnet. Der Baum steht oft mehrere Wochen blattlos, wird über 120 Fuß hoch und wächst mit einer erstaunlichen Schnelligkeit. Das Holz zeigt auffallend deutliche Jahrringe, ungefähr wie Linde oder Eiche bei uns. In der Zeit der Blattlosigkeit ist das Wachstum beinahe vollständig sistiert. Im Anfang der neuen Wachstumsperiode werden, wie bei uns im Frühling, die neuen Gefäße mit zwischenliegendem Parenchym reichlich gebildet, später dagegen hauptsächlich Libriform. Zu meiner Verfügung stand ein 13jähriger Baum; seine Stammstücke zeigten genau 13 Jahrringe und den Anfang eines vierzehnten, da der Baum im April gefällt wurde.

Tectona grandis behält nur in Ausnahmefällen die Blätter länger als 2—3 Monate. Bei dem Eintritt der Trockenzeit, also im November oder anfangs Dezember, verliert sie die Blätter, um dann erst im Juni wieder zu ergrünen und Blüten zu bilden. Tectona grandis zeigt ebenso schöne Jahrringe wie Melia dubia: die neuen werden mit Anfang des Jahres angelegt.

Lagerstroemia flos-reginae steht in der Regel einige Wochen blattlos und hat sehr deutliche Zuwachszonen, die durch die zahlreichen Gefäße im Frühlingsholz besonders markiert sind.

Bombax malabaricum, das 3—4 Monate blattlos ist, hat gleichfalls deutliche Zuwachszonen, was ich sowohl an Material aus Ceylon wie aus Indien (Darjeeling terai) beobachten konnte.

Ich könnte noch viele andere Bäume des feuchten Tieflandes erwähnen, die für längere oder kürzere Zeit ihr Laub verlieren und Zuwachszonen besitzen; ich habe z. B. Spondias mangifera (4 Monate blattlos) besonders eingehend untersucht; wie die meisten Bäume mit Laubfall zeigt sie Zuwachszonen.

Wir können sagen, daß durchgehends die schnellwachsenden laubwerfenden Bäume die deutlichsten Zuwachszonen bilden. Bei Melia dubia, Tectona grandis sind sie z. B. weit auffallender als bei Careya arborea.

Die Jahrringe erscheinen am deutlichsten bei den schnell wachsenden laubwerfenden Bäumen des feuchten Tieflandes. Es ist dies auch erklärlich; denn in den sehr trockenen Gegenden haben die Gewächse nicht allein eine kurze Vegetationsperiode, sondern das Wachstum ist auch ein langsames: die einzelnen Ringe sind deshalb schmal und die Gefäße eng. Die meisten laubwerfenden Bäume in Nord-Ceylon haben jedoch sofort zu erkennende Jahrringe: Anogeissus latifolia, Odina Wodier, Cassia Fistula, Chloroxylon Swietenia usw. zeigen mit bloßem Auge sichtbare Zonen. Die Bildung eines neuen Ringes beginnt, sobald das neue Laub sich entfaltet.

Wie ich schon angeführt habe, verlieren verschiedene „immergrüne" Bäume bei dem Eintritt der Trockenperiode in höherem oder geringerem Grade die Blätter.

Dies ist z. B. bei Thespesia populnea, Alstonia scholaris und vielen anderen der Fall. Die Holzringe sind hier nicht so deutlich wie bei den vorhergehenden, was ja schon von vornherein zu erwarten war.

Balsamodendron Berryi verliert in der Trockenzeit einen Teil der Blätter und bildet in dieser Zeit nur einen schmalen Ring aus einigen Libriformreihen. Sonst ist das Holz vollständig gleichmäßig und besteht hauptsächlich aus Parenchym und Gefäßen. Der Baum gehört, wie ich auf Seite 218 näher erwähnen werde, dem trockenen Tieflande an. Der Standort meines Materiales war eine Felsenwand, wo der Strauch schon wegen Mangels an Nahrung sehr langsam wuchs.

Von besonderem Interesse als Gegensatz zu den soeben erwähnten Beispielen sind solche Bäume, die ihre Blätter oder sonstigen transpirierenden Organe immer oder jedenfalls längere

Zeiten hindurch unverändert behalten. Ich denke hier in erster Linie an verschiedene blattlose Euphorbien und Cacteen. Mit Cereus triangularis stellte ich an einem sehr heißen Tage Transpirations-Messungen an. Die Pflanze verdunstete von 8 Uhr morgens bis 6 Uhr abends 0,01 g pro 100 qcm; in derselben Zeit verlor Euphorbia antiquorum 0,02 g Wasser; auf Seite 19 habe ich die Resultate der Messungen, die ich mit Opuntia Dillenii anstellte, angegeben. Sie verdunsten also alle überaus wenig. Wenn deshalb nach der Trockenzeit ein lebhafteres Wachstum einsetzt, werden die wasserleitenden Elemente nicht sehr in Anspruch genommen, und es ist daher auch erklärlich, wenn sich diese Periode bei den genannten Gewächsen nur wenig markiert; immerhin kann man aber doch eine schwache Andeutung beobachten. Andererseits kann ich auch anführen, daß die Bäume, die die deutlichsten Jahrringe besitzen, eine bedeutende Transpiration zeigen; meine Messungen mit Melia dubia, Tectona grandis und Lagerstroemia Flos Reginae lassen dieses deutlich erkennen.

Von der blattlosen Euphorbia antiquorum untersuchte ich ein Holzstück; es bestand aus Libriform, wenig Holzparenchym und einer verhältnismäßig geringen Anzahl trachealer Elemente. Die Grenzlinien der Zuwachszonen kamen bei Euphorbia antiquorum hauptsächlich durch Abplattung der Libriformzellen und durch Ausbildung von wenigen Gefäßen zustande; diese Linien werden während der Trockenzeit gebildet, was ich an meinem Material, das im Februar in Peradeniya untersucht wurde, konstatierte.

Bei den wirklich immergrünen Bäumen, die in der Trockenzeit ihr Laub vollständig behalten, ist es nach dem Angeführten selbstverständlich, dass die neuen Vegetationsperioden nur wenig in der Holzstruktur markiert sind. Denn bei dem Eintritt der feuchten Perioden, wo das Wachstum kraftvoll einsetzt, besteht die Extraarbeit der wasserleitenden Elemente ja nur darin, daß

sie für die neugebildeten Blätter zu sorgen haben. Dieser Aufgabe werden die vorhandenen Bahnen gerecht, und so sind neue umfangreiche Ergänzungen nicht notwendig. Von den vielen hierher gehörigen Beispielen werde ich nur einige erwähnen. Sie haben alle sehr dicke Blätter mit einer kräftigen Kutikula oder andere Schutzmittel gegen zu starke Transpiration. Zuerst führe ich Rhododendron arboreum an; nur die letzten Elemente des Jahrringes zeigen eine merkbare Verkleinerung ihres Lumens durch Verkürzung ihres radialen Durchmessers und treten als eine äußerst zarte Grenzlinie hervor. Die Deutlichkeit der Zone wechselt nach den Standorten. Ich habe einige Exemplare mitgebracht, die auf einem Bergabhang wuchsen, wo sich nur wenig Humus ansammeln konnte; die Jahrringe haben hier eine mittlere Breite von 0,6 mm; die Grenzlinie ist nur durch 2—3 Reihen Libriform und kleine Gefäße markiert, während sich bei anderen Exemplaren, die unter den günstigsten Bedingungen lebten, weit deutlichere Zonen zeigen. Die Jahrringe sind durchschnittlich 1,5 mm breit.

Ich erwähne nur noch Symplocos bracteata und S. obtusa, die beide in den Hochgebirgen zu Hause sind. Die Blätter haben eine sehr verdickte Kutikula und sind gegen zu starke Transpiration in verschiedener Beziehung geschützt; sie fallen deshalb während der kurzen Trockenperiode nicht ab (Fig. 117). Da das Wachstum ein sehr langsames ist, werden, wie bei den vorhergehenden Beispielen, in der neuen Vegetationsperiode nur wenig neue Blätter gebildet, und erscheinen auch hier die Grenzen der Jahrringe nur als ganz feine, kaum wahrzunehmende Linien.

Wir wenden uns nun den Bäumen zu, die immer in einem nassen Boden wurzeln und ihre Blätter während der Trockenzeit behalten, wie z. B. die Mangrovebäume. Ich habe Rhizophora, Lumnitzera, Avicennia off. und Sonneratia acida untersucht. Bei den drei ersten kommen die später zu erwähnenden Parenchymbänder vor und infolgedessen keine sichtbaren Zuwachszonen.

Bei Sonneratia acida sind die Ringe gut zu unterscheiden, obschon sie nur durch eine ganz schmale Linie grösserer und zahlreicherer Gefäße markiert sind. Die Zone wird bei dem Beginn der Regenperiode gebildet. Das Wachstum ist dann intensiver, was man schon an der raschen Ausbildung der neuen Sprosse wahrnehmen kann. Es steht dies wohl damit im Zusammenhange, daß infolge der enormen Regenmengen der Boden weniger salzhaltig und folglich die Wasseraufnahme leichter wird; dieser Umstand macht aber auch die Anlage neuer Wasserbahnen notwendig.

Es finden sich verschiedene Bäume und Sträucher, die gar keine Zuwachszonen zeigen. Soweit ich es ermitteln konnte, sind es in der Regel sehr langsam wachsende Pflanzen, bei denen sowohl die alten als auch die jungen Blätter sehr ausgeprägte Schutzmittel gegen zu starke Transpiration besitzen, und die deshalb oder aus anderen Gründen bei dem Eintreten der neuen Wachstumsperiode nicht gezwungen werden, plötzlich neue tracheale Elemente anzulegen. Es finden sich aber auch Gewächse die, immer unter ziemlich gleichen Bedingungen lebend, gleichfalls keine Zuwachszonen zeigen. Als Beispiel erwähne ich Kendrickia Walkerii, einen epiphytischen Strauch, den ich schon auf Seite 134 beschrieben habe. Die Pflanze lebt in den feuchten Wäldern zwischen dem nassen Moos und ist durch verschiedene Anpassungen gegen zu starke Verdunstung geschützt. Das Holz zeigt gar keine Zonen. Osbeckia buxifolia habe ich früher auf S. 124 erwähnt und verweise auf meine dort gemachten Angaben. Auf günstigen Standorten erreicht der Strauch eine Höhe bis zu 8 Fuß. Mein Material stammt von dem schon beschriebenen Krummholzbaum. Selbst in der Regenzeit hatte er mit Wassermangel zu kämpfen, da die Feuchtigkeit sofort abzog. Bei ihm ist keine Spur von Jahrringen zu entdecken: die Größe und die Verteilung der Gefäße ist überall gleichmäßig. Die Blätter haben an der Unterseite einen dicken Filz,

der sie vor zu starker Verdunstung schützt; die jungen Blätter sind in noch weit höherem Grade damit bekleidet. Da das Wachstum außergewöhnlich langsam ist und die alten Blätter die Trockenperioden überdauern, so ist der Bau des Holzes durchaus in Harmonie mit den äußeren Bedingungen.

Bei einer großen Zahl von Leguminosen, Guttiferen, Ficusarten usw. sind gar keine Zuwachszonen zu entdecken, und dies, obgleich sie Laubfall haben. Es wechseln in diesem Falle Bänder von Holzparenchym und Libriform miteinander ab. In der Regel stehen die ersteren den letzteren an Dicke bedeutend nach und gewähren hierdurch bei makroskopischer Beobachtung leicht den Eindruck von Zuwachszonen. Es entstehen jedoch in einer Vegetationsperiode mehrere solche Bänder und überdies anastomosieren sie, so dass man von der Rinde bis zum Mark immer den netzartigen Zusammenhang verfolgen kann. Schon hieraus ergibt sich, dass die Binden nicht Anhaltspunkte für eine Altersbestimmung abgeben können.

Von den Ficusarten Ceylons untersuchte ich eine größere Anzahl sowohl laubwerfender als auch immergrüner Spezies, aus dem feuchten wie aus dem trockenen Tieflande stammend, aber nirgends, weder im Stamm noch in der Wurzel, konnte ich Zuwachszonen nachweisen, wenn auch die Bildung von Gefäßen zu gewissen Zeiten augenscheinlich lebhafter wie gewöhnlich sein kann. Von Nördlinger[1]) wird im Textbuche seiner Holzquerschnitte angegeben, daß F. Sycomorus, die in Ägypten und im östlichen Afrika zu Hause ist, deutliche Holzringe habe. Die Querschnitte, die sich in der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin befinden, zeigen keine Zuwachszonen; so liegt also wohl eine Verwechselung vor, die vielleicht auf eine Angabe von Sanio zurückzuführen ist, der im Jahre 1863 in der Bot. Zeitung den Maulbeerfeigenbaum behandelte.

Bei der laubwerfenden Albizzia moluccana, einer Leguminose,

[1]) Nördlinger Bd. VI, S. 77.

die zu den am schnellsten wachsenden Bäumen der Tropen gehört, finden sich auch keine Zuwachszonen. In Peradeniya erreichte ein Exemplar die Höhe von 89 engl. Fuß in $6^1/_2$ Jahren, der Umfang betrug $6^1{}_2$ Fuß noch in einer Höhe von $3^1{}_2$ Fuß über dem Erdboden. Nach Strasburger markieren sich im Holze Zuwachszonen als dunkle Ringe, „doch unbestimmt und unvollständig". (Leitungsbahnen S. 174.) Es sind dies jedoch nur sogenannte „falsche Jahrringe".

Ich lasse noch einige Beispiele folgen, bei denen die Parenchymbänder undeutlich sind, und die doch alle wenn auch schwach markierte Zonen erkennen lassen.

Bassia longifolia steht nur einige Tage ohne Laub da. In dieser oder in der kurz vorhergehenden Zeit wird hauptsächlich Libriform gebildet, allerdings nur einige Reihen, die jedoch ausreichen, um diese Periode im Holze zu markieren; das zwischenliegende Gewebe besteht aus Hadrom und Libriform. Ein Unterschied in der Größe der Gefäße ist nirgends zu sehen, auch sind sie überall gleichmäßig verteilt.

Ficus glomerata kann man wohl immergrün nennen, wenn sie feuchte Standorte bewohnt. Sie verliert auch hier zwischen Januar und April sukzessiv ihre Blätter; diese werden aber so schnell ersetzt, dass der Baum nie blattlos erscheint. Wie ich auf S. 150 schon bemerkte, verhalten sich die Blätter dieses Baumes an trockenen und nassen Standorten anatomisch verschieden; so auch in biologischer Beziehung, die ersteren fallen in der Trockenzeit alle ungefähr gleichzeitig ab. (Vergl. Taf. XIV, Fig. 80—81.)

Mein Material stammt teilweise vom Flußufer bei Peradeniya, wo die Wurzeln das ganze Jahr hindurch vom Wasser umspült waren. Eine Sistierung des Wachstums findet nicht statt; dagegen wird es während des Blattwechsels verlangsamt und nach der Ausbildung der neuen Blätter anfangs beschleunigt, was sich durch Ausbildung von zahlreicheren Gefäßen im Holze kundgibt. Im übrigen ist das Holz mit Parenchymbändern versehen.

Alle diese tropischen Bäume, die unter den verschiedensten Bedingungen gar keine Jahrringe zeigen, können jedoch zur Lösung unserer Frage nichts beitragen; denn sie sprechen weder dafür noch dagegen, daß bestimmte äußere Einwirkungen für die Ausbildung der Holzringe maßgebend seien. Kny hat durch Entlaubung verschiedener Bäume nachgewiesen, daß infolge dieses Eingriffes auch in unserem Klima im Laufe einer Vegetationsperiode zwei Ringe nach Art echter Jahrringe gebildet werden. Wie Kny gleichfalls anführt, werden ähnliche Versuche von der Natur selbst bisweilen in größerem Maßstabe und unter den günstigsten Bedingungen ausgeführt: verschiedene Bäume werden oft durch den Raupenfraß vollkommen entlaubt; bei Tilia parviflora und Sorbus aucuparia konnte er nachweisen, daß in diesem Falle in der Tat zwei Holzringe im Laufe eines Sommers gebildet wurden, welche an ihrer Grenze auf dem Querschnitte die anatomischen Verhältnisse des echten Herbst- und Frühlingsholzes täuschend nachahmten.

Die Wirkungen, welche Beschädigungen der Belaubung durch Frost, Insekten usw. hervorrufen, sind übrigens auch von früheren Forschern untersucht worden, z. B. von Cotta, Ratzeburg, Göppert u. a.

Da also die äußeren Bedingungen von großer Bedeutung sind, so werden selbstverständlich größere Änderungen derselben immer auf die Holzanatomie zurückwirken, selbst wenn solche mehrmals im Jahre eintreten.

Von Herrn Carruthers erhielt ich ein Holzstück von einem großen Kakaobaum (Theobroma Cacao), der nach seinen Angaben im Juli, August oder September 1893 gepflanzt und am 8. Januar 1901 gefällt wurde, nachdem er also ein Alter von über 7 Jahren erreicht hatte; der Stamm zeigte 22 Zonen: er hatte nach den Angaben von Herrn Carruthers in der angegebenen Zeit jährlich 3 mal die Blätter verloren. Nach dem Laubfall stand er einige Zeit ganz blattlos da. Der Baum

wurde unmittelbar vor einem neuen Blattfall gefällt. Die Zuwachszonen sind sehr deutlich; am Schluß einer Vegetationsperiode wird ein kleinlumiges Libriform und nur eine geringe Anzahl enger Gefäße gebildet, die sich als konzentrische Schichten scharf von dem Holz der Regenperioden abgrenzen, welches große Gefäße und weite Libriformzellen zeigt. Auf Taf. XVI, Fig. 118 ist eine solche Zuwachszone abgebildet.)

Rhododendron arboreum. Mein Material, das von einem ungefähr daumendicken Strauch stammt, dessen Wachstum sehr langsam war, und der nach Herrn Nocks Angabe ein Alter von weit über 30 Jahren erreicht hatte, zeigt deutlich 15 Zuwachszonen.

Der Strauch wuchs auf schlechtem, trockenem Boden und war deshalb in seiner Entwickelung sehr zurückgeblieben. Durch die Patanasbrände wurde er wiederholt seiner Blätter vollständig beraubt. Hieraus erklärt sich wohl auch, daß die Zahl der Jahrringe nicht mit dem Alter übereinstimmt.

An dieser Stelle möchte ich noch anführen, daß in Aden verschiedene wilde Bäume, die nach den Angaben der Einwohner sehr alt sind, nur 5—6 Zuwachszonen zeigen. Da es hier überaus selten regnet, kann die Zahl der Vegetationsperioden nur gering sein. (Eine Zuwachszone dieser Art ist auf Taf. XVI, Fig. 119 abgebildet.)

Sehr wichtig ist natürlich die Frage, wie dieselbe Spezies unter verschiedenen Bedingungen sich in bezug auf die Jahrringbildung verhält. Von Molisch[1] liegt eine Mitteilung über Diospyros virginiana vor; er sagt: „Da mir sowohl Kernholz aus den Tropen, als auch Splint aus dem Wiener botanischen Garten zur Verfügung stand, war es mir möglich zu beobachten, welchen Einfluß das Klima auf die Ausbildung und Anordnung der Elemente ausüben kann.

1) Molisch, Vergl. Anatomie des Holzes der Ebenaceen und ihrer Verwandten. Sitzungsber. der kaiserlichen Akademie der Wissensch. zu Wien. Bd. 80. Abt. I (1879) S. 59.

„Während das tropische Kernholz keinerlei Andeutung von Jahrringen erkennen ließ und eine gleichmäßige Verteilung des Holzparenchyms zeigte, sieht man bei unseren Bäumen, die dem schroffen Wechsel der warmen und kalten Jahreszeiten ausgesetzt sind, eine scharfe Grenze zwischen Herbst- und Frühlingsholz. Das Parenchym fehlt im letzteren ganz und tritt erst im Spätholz in Form tangentialer, wellenförmiger Binden auf. Schon mit freiem Auge kann man ferner bemerken, daß die Gefäße des Frühlingsholzes weitlichtig und deutlich konzentrisch angeordnet sind, daß die des Herbstholzes englumiger werden und regellos umherliegen. Bei dem tropischen Holze finden wir Gefäße und Parenchym in der für die Ebenaceen charakteristischen Weise verteilt."

Es handelt sich hier um die bekannte Art, die das Persimonholz liefert. Der Baum ist im östlichen Nordamerika zu Hause. Es läge hier ein Fall von großem Interesse vor, wenn die Möglichkeit einer Verwechslung ausgeschlossen wäre. Molisch hat unzweifelhaft zwei verschiedene Arten als dieselbe beschrieben. Denn wie schon erwähnt, kommt der Baum in den Tropen überhaupt nicht vor; in seinem Heimatlande wie auch im Wiener botanischen Garten bildet er ganz deutliche Jahrringe. Ich habe verschiedene derartige Holzstücke gesehen, die alle Zonen besaßen; auch Nördlingers Holzquerschnitte zeigen sie, und Wiesner gibt in seinem Buch „Die Rohstoffe des Pflanzenreiches" (Bd. II, S. 991) an, daß der Baum deutliche Jahrringe besitzt. Molisch teilt auch nichts Näheres darüber mit, woher das „tropische" Material stammt.

Es gibt sicher Bäume und Sträucher, die, wenn sie lange Zeit hindurch unter verschiedenen Bedingungen gelebt haben, einen Unterschied in der Ausbildung der Jahrringe zeigen. Mir ist nur Tamarix gallica bekannt. Das Material stammt aus den Mangroven in der Nähe von Negombo. Der Strauch, dessen Stamm eine Dicke von ungefähr 2,5 cm hatte, wurzelte in dem

schlammigen Boden und wuchs augenscheinlich sehr langsam; die Blätter fallen nicht ab, und da der Boden immer feucht ist, so kann es nicht überraschen, daß keine Spur von Jahrringen zu finden war. Auf seinem gewöhnlichen Standort (vergl. S. 92) hat er dagegen deutliche Zuwachszonen, was auch Brandis in seiner „Forest Flora of north-west India“ angibt (p. 20) und gleichfalls Nördlinger.

Es läßt sich eine große Anzahl von Beispielen anführen, welche zeigen, daß die Arten derselben Familie sich in bezug auf die Bildung der Holzringe verschieden verhalten.

Die Viscum- und Loranthusarten Ceylons können hier erwähnt werden. Ich habe verschiedene aus dem feuchten Tieflande untersucht, wie z. B. Loranthus nudiflorus, L. cuneatus, Viscum japonicum, aber bei keiner auch nur eine Andeutung von Zuwachszonen entdecken können, was auch zu erwarten war, da sie die Blätter nicht verlieren, nie an Wassermangel leiden und durch Schutzmittel gegen zu starke Transpiration geschützt sind. Dagegen sind die Holzringe bei verschiedenen Arten des trockenen Tieflandes, z. B. bei Loranthus ligulatus, sehr deutlich; das Spätholz besteht hauptsächlich aus Libriform, während das Frühholz durch die großen Gefässe mit zahlreichen Parenchymzellen auffällt. Viscum album hat bei uns deutliche Jahrringe. Unter den Eichen Indiens sind verschiedene Arten, die gar keine Zuwachszonen zeigen, während bekanntlich die europäischen sehr deutliche Holzringe haben. Wer sich hierfür interessiert, wird bei Nördlinger, Gamble, Brandis u. a. viele Beispiele finden.

Im Laufe der Zeit ist die Bildung von Jahrringen ein erblich fixiertes Merkmal geworden, das auch dann erhalten bleibt, wenn die Pflanze unter ganz neuen Bedingungen gezogen wird. In dem Berggarten von Hacgalla, wo immerhin das ganze Jahr hindurch ein recht feuchtes Klima herrscht,

wenn auch kurze trocknere Perioden eintreten, wurden verschiedene europäische Bäume gezogen.

Herr Nock, der meinen Studien stets das größte Interesse entgegenbrachte und sie in jeder Weise zu fördern suchte, ließ einige Bäume für mich fällen. Unter anderem bekam ich Holzstücke von Quercus Robur, die $9^1/_2$ Jahr alt waren. Der Baum stand sehr geschützt, so daß die Blätter auch im Dezember und Januar teilweise grün blieben; die Jahrringe waren aber ganz normal ausgebildet, und das Holz unterschied sich in keiner Weise von dem der deutschen Eiche. Auch Persica vulgaris behielt ihre Holzanatomie unverändert bei. Dasselbe gilt von Cupressus Lawsoniana und Pinus silvestris, die doch immergrün sind. Aus dem kleinen botanischen Garten in Badulla im südöstlichen Teile der Insel (ung. 1200 m hoch gelegen) bekam ich Holzstücke von Pyrus communis, die gleichfalls dieselbe Struktur wie in Europa zeigten.

Ich wende mich nun zu den Schlingpflanzen. Im voraus bemerke ich, daß ich im ganzen ungefähr 120 Lianen Ceylons mitgebracht habe.

Bei den Schlingpflanzen, die ohne Anomalien sind, habe ich nirgends irgend eine Zone entdecken können, die auf eine zeitweilige Unterbrechung der Wachstumsperiode hinwiese; die Gefäße, sowie die Libriformzellen zeigen überall denselben Charakter. Auch bei den Schlingpflanzen mit sukzessiv gebildeten Gefäßbündelzonen gestattet die Zahl der letzteren keinen Schluß auf das Alter, da dieselbe durchaus nicht mit derjenigen der Wachstumsperioden zusammenfällt. Die windenden Stämme mit zerklüftetem Holz sind gleichfalls ohne Zonen, die Anhaltspunkte zur Bestimmung des periodischen Wachstums geben könnten.

Dies gilt nicht allein für solche Schlingpflanzen, die in gleichmäßigen Klimaten leben, sondern auch für solche, die nur in den Gegenden mit längeren Trockenperioden vorkommen.

Am Elephant-Paß, wo jährlich eine mehrmonatliche regenlose Zeit eintritt, fand ich verschiedene Schlingpflanzen, aber bei keiner deutliche Zuwachszonen[1]).

Von den Schlingpflanzen Ceylons hat keine einzige Laubfall. Die Arten, die in den nördlichen, trockenen Provinzen wachsen, haben alle dünne Stämme, die nur selten einen Diameter von mehr als 1 cm erreichen; in der Regel sind sie nur federkieldick. Ihren Hauptsitz haben die größeren Lianen in den immer feuchten tropischen Regenwäldern.

Bei den Schlingpflanzen in Ceylon wird das Wachstum aber nie sistiert; dieser Umstand in Verbindung mit dem geringen Umfang des Stammes im Verhältnis zu seinem Alter schließt eine Markierung der Vegetationsperioden im Holz aus.

Kernholz ist nie vorhanden; der ganze Holzteil führt lebende Zellen bis zum Mark.

Hiernach ist es verständlich, daß die Schlingpflanzen der Tropen, mögen sie im trockenen oder feuchten Tieflande wachsen, ohne Zuwachszonen sind. Ich verweise auf Vitis quadrangularis, die auf der Photographie Nr. 4 und auf Tafel IV Figur 26 c dargestellt ist. Sie erreichte im trockenen Norden oft eine Länge von über 20 Fuß und rankte an den Euphorbien und Opuntien empor. Wie ich schon angegeben habe, werden an sehr trockenem Standorte keine Blätter ausgebildet, oder sie erscheinen nur rudimentär. In den feuchteren Gegenden dagegen bedeckt sie sich reichlich mit Laub. In keinem dieser extremen Fälle konnte ich einen Unterschied in der Holzstruktur nachweisen; die Elemente hatten dieselbe Weite, und nirgends werden Zuwachszonen gebildet.

Die eigentümliche Holzstruktur der Lianen steht in engster Beziehung zu ihrer Lebensweise. Es ist ganz natürlich, daß die

1) Bekanntlich wachsen die Schlingpflanzen im Vergleich zu den tropischen Bäumen überaus langsam in die Dicke. Ein Exemplar von Bignonia venusta, die im Jahre 1856 in Peradeniya eingepflanzt worden war, zeigte z. B. 1902 einen Durchmesser von 5 1/2 cm, dagegen eine Länge von weit über 130 Fuß.

Anomalien erst dann zum Ausdruck kommen, wenn das Winden eingetreten ist. Vorher sind in den jungen Sprossen und Stammteilen die Holzelemente englumig, und die Gefäße zeichnen sich nicht durch eine besondere Weite aus. Später dagegen hebt sich dieses sogenante axiale Holz von dem unter neuen Bedingungen gebildeten sekundären als eine scharf begrenzte Zone ab.

Axiales Holz findet sich bei sehr vielen Schlingpflanzen; bei einigen dauert diese Bildung lange, bei anderen nur kürzere Zeit, und hiervon hängt auch seine Mächtigkeit ab. In diesem Teil des Holzes finden sich bei verschiedenen Lianen deutliche Zuwachszonen, die wie Jahrringe ausgebildet sind. Ich untersuchte das axiale Holz bei verschiedenen Arten; immer konnte ich konstatieren, daß die Bildung der neuen Zuwachszonen mit dem Eintritt der neuen Vegetationsperiode ihren Anfang nahm. Bei den meisten Schlingpflanzen ist aber der Übergang zum „periaxialen Holz“ ganz unvermittelt. Es finden sich viele Fälle, bei denen alle Elemente des Holzes dünnwandig und weitlumig sind, wie z. B. bei Vitis quadrangularis und V. Heyneana; bei V. Linnaei zeigt das axiale Holz dagegen 2—3 Zuwachszonen.

Schenk[1]) macht einige Bemerkungen über den Mangel an Jahrringen bei Schlingpflanzen. Er sagt:

[1]) Schenk, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Lianen. Bd. II. S. 37. Der Verfasser versucht (l. c. S. 4) die Frage zu beantworten, welche Ursachen es bewirken, daß das Cambium plötzlich mit der Erzeugung von großen, schon mit bloßem Auge sichtbaren Wasserbahnen beginnt, und findet, daß der scharfe Gegensatz im Einklang mit dem biologischen Verhalten der kletternden Langtriebe steht. „Dieselben wachsen rasch noch vor der Entfaltung ihrer Blätter — die bei manchen Arten außerdem niederblattartig reduziert ausgebildet sind, während die eigentlichen Laubblätter erst an den Seitenachsen entwickelt werden — in die Höhe und bedürfen, solange noch keine oder wenige transpirierende Flächen vorhanden sind, eine viel geringere Wassermenge als nachdem der Langtrieb seine spätere Länge erreicht hat, die Laubblätter entwickelt und sich verzweigt.“ Es kommt, meint Schenck, bei den Langtrieben, welche häufig anfangs keine Stütze finden, und sich auf längere Strecken frei erheben müssen, zunächst darauf an, einen bis zu einem gewissen Grade biegungsfesten Zylinder auszubilden, in dem die mechanischen Elemente die trachealen überwiegen, und dann erst werden, um dem Bedürfnis einer erhöhten Transpiration Rechnung zu tragen, mit der Entwicklung des Laubes die weiteren Bahnen geschaffen.

Diese Erklärung ist sehr einleuchtend.

„Das Alter, das die tropischen Lianen erreichen können, läßt sich aus der Struktur des Holzkörpers nicht mit Sicherheit bestimmen, da alle Anhaltspunkte, wie z. B. scharfe Abgrenzung des Jahreszuwachses, fehlen. Auch bei den Stämmen der Menispermaceen, Hippocrateaceen, Polygalaceen etc. mit sukzessive gebildeten Gefäßbündelzonen gestattet die Zahl der letzteren keinen Schluß auf das Alter, da dieselben nicht mit den Vegetationsperioden zusammenzufallen brauchen. Bei Bignonien und manchen Dalbergien sieht man häufig Holzzonen englumiger Elemente mit solchen weiter Gefäße alternieren; aber auch diese Zonen entsprechen keinen Jahresringen.“

In dieser Form ist die Angabe von Schenk etwas zu weitgehend; denn bei den kletternden Sträuchern mit verholzten Markstrahlen und dickwandigem Libriform finden wir deutliche Zuwachszonen im Stamm sowohl wie in den Wurzeln. Sie bilden eine Zwischenstufe zwischen den Bäumen und den Schlingpflanzen und haben in ihrer Lebensweise mit beiden gemeinsame Züge.

Ich werde einige Beispiele erwähnen. Deutliche Zuwachszonen habe ich bei der großen, baumartigen Liane Chonemorpha macrophylla gefunden. In einem Stammstück von ungefähr 4 cm Durchmesser konnte ich drei Zuwachszonen unterscheiden. Das axiale Holz hat nur eine geringe Ausdehnung und zeigt nichts Besonderes.

Auch einige Zizyphusarten zeigen Zuwachszonen. Auf Ceylon kommen fünf Spezies vor; zwei von ihnen sind Kletterpflanzen, die anderen treten als kleine Bäume auf. Von Zizyphus Oenoplia gibt schon Gamble an, daß sie normales Dickenwachstum mit konzentrisch angeordneten Gefäßen in rötlichem Holze besitzt. Sehr deutlich ausgebildet sind die Zuwachszonen bei Zizyphus rugosa, die im feuchten Tieflande Ceylons sehr verbreitet ist. Sie erreicht eine bedeutende Länge und klettert weit umher, durch die kleinen Dornen sich festhaltend.

Hartig hat nun in seinem Lehrbuch der Botanik (S. 280)

darauf hingewiesen, daß etwa die Hälfte unserer deutschen Holzarten, und zwar sind es fast sämtliche Kernholzbäume, sich dadurch auszeichnen, daß sie sehr deutliche Jahrringe haben; er meint, daß der Gedanke nahe liegt, einen Zusammenhang zwischen Jahrring- und Kernholzbildung zu suchen und ihn darin zu finden, daß der neue Ring die erste Frühjahrszone durch Gefäßbildung um so geeigneter für die Wasserleitung gestalten muß, je mehr diese auf die jüngsten Jahrringe beschränkt ist. Er glaubt „Bäume, bei denen eine größere Jahrringzahl sich an der Wasserleitung beteiligt (Splintbäume), haben nicht nötig, den neuen Jahrring sofort in seinen jüngsten Teilen mit großen und zahlreichen Gefäßen auszustatten, vielmehr können diese im Holze mehr gleichmäßig verteilt stehen. In der Tat sind bei den Splintholzbäumen fast ohne Ausnahme die Gefäße mehr gleichmäßig im Jahrringe verteilt, oder es ist doch nur, wie bei der Rotbuche, der äußere Teil des Ringes ärmer an Gefäßen".

Die Angaben Hartigs haben jedenfalls für die Tropen keine allgemeine Gültigkeit; denn gerade einige Bäume mit den deutlichsten Jahrringen (ebenso deutlich wie bei unseren einheimischen Eichen und Linden) zeigen keine Spur von Kernholz. Dies ist z. B. bei Bombax malabaricum der Fall, einem der charakteristischsten Bäume des malaiischen Archipels; er kann bisweilen Jahrringe bilden, die eine Breite von über 3 cm haben. Das Holz erscheint ganz homogen, wenn gerade gefällt, weißlich, später dunkler. Von Melia dubia habe ich ein Stammstück mitgebracht, das einen Umfang von ungefähr 1,5 m hat; die 13 Jahrringe sind deutlich zu zählen. Vom Kernholz ist keine Spur vorhanden. Bei den Ebenholzarten, die bekanntlich oft ein sehr großes Kernholz haben, gibt es sogar Fälle, wo gerade die Arten mit Kernholz weit undeutlichere Jahrringe ausbilden als diejenigen, die nur Splint besitzen (z. B. Diospyros melanoxylon Roxb. resp. D. montana Roxb.; auch Nördlinger „Querschnitte von hundert Holzarten", Bd. 9,

Text S. 13, führt von den ersteren an: „Holzringe ganz undeutlich, da und dort nur durch eine dichte Herbstholzbinde ziemlich schön rund angedeutet"; von der anderen Art sagt er l. c., daß sie sich wie die vorhergehende verhält, „nur die Holzringe etwas deutlicher"). — Es finden sich allerdings auch in den Tropen verschiedene Bäume, die Kernholz und deutliche Jahrringe zugleich besitzen. Ein sehr bekanntes Beispiel ist das Teakholz: der Splint nimmt in der Regel nur einen schmalen Streifen ein, während das Kernholz eine bedeutende Ausdehnung zeigt. Es läßt sich eben schwerlich ein Zusammenhang zwischen Kernholz- und Jahrringbildung konstruieren.

Aus meinen Untersuchungen resultiert, daß die Jahrringbildung aus inneren Gründen erfolgt, die aber durch äußere Faktoren in Wirksamkeit treten.

Die Zuwachszonen werden durch ein Zusammenwirken der inneren Befähigung zur Differenzierung und der klimatischen Bedingungen, die jene zur Betätigung wecken, hervorgerufen. Diese Tatsache ist theoretisch von großer Bedeutung; denn sie beweist uns, daß ein durch direkte Anpassung entstandenes Merkmal im Laufe der Zeit erblich fixiert werden kann.

Wir haben gesehen, daß ein solches Merkmal auch künstlich durch äußere Beeinflussung hervorgerufen werden kann, und so ist man nicht genötigt, zu seiner Erklärung den Darwinismus oder die Mutationslehre heranzuziehen.

Die Art und Weise jedoch, wie das Eingreifen der äußeren Faktoren geschieht, wird uns wohl immer ein Rätsel bleiben.

Direkte Anpassung[1]).

Die Annahme einer Anpassung setzt bekanntlich voraus, daß die Pflanze ein latentes Vermögen besitzt, das durch äußere Einflüsse ausgelöst wird: schlummernde Kräfte werden wachgerufen und beginnen zu wirken und zwar immer in zweckmäßiger Weise.

Meine Versuche mit den Mangrovepflanzen sind in dieser Beziehung instruktiv.

Schon lange vor meiner Ankunft ersuchte ich Herrn Dr. Willis, verschiedene Haupttypen der Mangrovevegetation im Garten von Peradeniya einpflanzen zu lassen, und zwar in gewöhnlichen, feuchten, schlammigen Boden, aber ohne irgend einen Zusatz von Chlornatrium. Die Pflanzen wurden täglich mehreremal begossen; einige gediehen sehr gut, andere dagegen starben aus mir unbekannten Gründen sehr bald ab. Rhizophora mucronata und Nipa fruticans wurden aus Samen gezogen, während die übrigen als kleine Pflanzen eingetopft wurden.

Eigentlich wurde ich durch Schimper zu diesen Untersuchungen angeregt. In seiner indomalaiischen Strandflora teilt er ähnliche Beobachtungen mit, die er in Buitenzorg machte.

---

1) Ich habe hier den Nägelischen Ausdruck „direkte Bewirkung" aufgegeben, weil derselbe nach einer mündlichen Bemerkung Schwendeners allzusehr an Ursache und Wirkung im physikalischen Sinne erinnert, wovon jedoch in unserem Falle nicht die Rede sein kann. Die hier zu besprechenden Vorgänge gehören zu den Reizerscheinungen.

Aus verschiedenen Gründen konnte er nicht Gewächse direkt aus den Mangroven einpflanzen lassen, sondern er mußte sich mit den Exemplaren begnügen, die schon in Buitenzorg vorhanden waren. Seine hauptsächlichste Beobachtung bezieht sich auf Sonneratia acida, die in den Mangroven auf Java oft zu finden ist. Schimper führt nun an, daß der Baum in Buitenzorg großen Veränderungen in bezug auf die Anatomie der Blätter unterworfen sei. Die Kutikula war ganz dünn geworden, während sie auf dem natürlichen Standort recht stark ist; die Spaltöffnungen, sonst tief eingesenkt, lagen in Buitenzorg an der Oberfläche; das Wassergewebe hatte auch sehr an Größe abgenommen; Schleimzellen, die in den gewöhnlichen Exemplaren reichlich vorhanden sind, wurden in Buitenzorg überhaupt nicht ausgebildet. Kurzum, es sind ganz auffallende Veränderungen beschrieben, die den Gedanken nahelegen, daß irgend eine Verwechselung stattgefunden habe.

Ich glaube den Baum in Buitenzorg selber gesehen zu haben; jedenfalls war sein Standort an einem kleinen Teiche des Gartens. Da nach einer mündlichen Angabe Schimpers der Baum in Buitenzorg verschwunden ist, läßt sich nicht feststellen, ob die Vermutung einer Verwechselung berechtigt ist. Sonneratia acida ist sehr variabel gerade in bezug auf die Blätter, und es ist möglich, daß Schimper zwei durchaus nicht vergleichbare Varietäten beobachtet hat.

Bei Negombo ist Sonneratia in den dortigen Mangroven eine recht häufige Erscheinung. Ich pflanzte verschiedene Exemplare in Peradeniya ein, aber leider ohne Erfolg; nach einiger Zeit starben die jungen Pflanzen ab, und ich mußte diese Spezies bei meinen Versuchen ausschalten. Ich konnte aber Schimper schon von Ceylon aus mitteilen, daß, wenn auch eine Verwechselung bei Sonneratia acida vorgekommen sein sollte, es mir in Peradeniya doch gelungen wäre, bei der Kultur anderer Mangrove-

gewächse Erscheinungen zu beobachten, die mit seinen Angaben über Sonneratia acida durchaus in Übereinstimmung ständen. Meine Beobachtungen beschränken sich hier ausschließlich auf die Anatomie der Blätter. Die Exemplare, die ohne Salz kultiviert wurden, zeigten, übereinstimmend mit den Versuchen von Lesage, eine Zunahme der transpirierenden Oberfläche, indem die Blätter größer und dünner wurden und weitere Interzellularräume enthielten als auf salzhaltigem Boden.

Die Kutikula erscheint bei Rhizophora mucronata und Nipa fruticans in Peradeniya auffallend dünner als bei Exemplaren gleicher Größe aus den Mangroven; bei Acanthus ilicifolius, Scaevola Koenigii und Clerodendron inerme blieb die Kutikula unverändert, da sie schon auf dem natürlichen Standort ganz dünn ist. Acanthus wächst nämlich nicht auf sehr salzhaltigem Boden, und die beiden anderen gehören zu den Pflanzen des feuchten Meeresstrandes, wo bekanntlich keine besonderen Anpassungen gegen zu starke Transpiration vorkommen. Die Spaltöffnungen, die in den Mangroven bei Rhizophora mucronata etwas eingesenkt liegen, befanden sich in Peradeniya im Niveau der Oberfläche. Noch auffallender war jedoch die Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten, wie es am natürlichen Standort zu beobachten ist, bei Nipa fruticans. Ich verweise auf meine Zeichnungen, aus denen hervorgeht, daß die Blätter sonst mit stark eingesenkten Spaltöffnungen versehen sind, während sie in Peradeniya gar nicht vertieft liegen. (Taf. XV Fig. 92—94, Fig. 99 und 100. Siehe Figurenerklärung.)

Unter der Epidermis befinden sich bei Acanthus ilicifolius in den Mangroven große Schleimzellen, die aber in Peradeniya vollständig verschwanden. Übrigens ist ähnliches schon von Schimper bei dieser Pflanze angegeben, indem er l. c. S. 18 sagt, daß sie in Buitenzorg „beinahe ganz des Schleimes ent-

behrt". Acanthus ilicifolius scheint sich übrigens sehr leicht in den botanischen Gärten kultivieren zu lassen; denn sowohl in Peradeniya, Singapoore, wie in Buitenzorg erreicht die Pflanze, ohne auf salzhaltigem Substrat zu wachsen, ihre normale Größe.

Ein ganz auffallender Unterschied in der Blattstruktur stellt sich bei der mehrschichtigen Epidermis heraus. Wie ich schon im vorhergehenden hervorgehoben habe, besitzen alle Mangrovepflanzen ein größeres Wassergewebe. Bei Rhizophora mucronata ist es subepidermal ausgebildet und besteht an der Oberseite aus 4—5 Reihen langgestreckter Zellen; auf der Unterseite kommen nur einige Schichten kleiner Zellen dieses Gewebes vor. (Abgebildet Taf. XV Fig. 89.) In Peradeniya wurde das Wassergewebe sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite auf eine einzige Reihe reduziert, die aus kleinen polyedrischen Zellen bestand. (Abgebildet Fig. 90 und 91.)

Bei Nipa fruticans sind die Blätter auf salzhaltigem Boden mit einem zweischichtigen Wassergewebe aus stark verdickten Zellen versehen (Fig. 97); die Wände zeigen zahlreiche, große Tüpfeln, in Peradeniya bildete sich unter der Epidermis nur eine Schicht, deren Zellen ganz dünnwandig waren. Wie meine Zeichnungen zeigen, erfuhr auch die Epidermis in Peradeniya eine ähnliche Veränderung in bezug auf die Dicke ihrer Wände (Fig. 98). Bei Acanthus ilicifolius zeigte das Wassergewebe auf salzarmem Boden gleichfalls eine sehr geringe Ausbildung.

Wie schon oben angeführt, entwickeln sich überhaupt die Palisaden lange nicht so stark bei Salzpflanzen, wenn sie ohne Zusatz von Chlornatrium kultiviert werden. Dies zeigte sich besonders bei Rhizophora mucronata, die in Peradeniya nur einige Reihen aufwies. Auch Scaevola Koenigii und Clerodendron inerme zeigten dieselbe Abänderung.

Schimper[1]) teilt von Scaevola Koenigii mit, daß auf dem

[1]) Schimper l. c. p. 19.

Strand Steinzellen vorhanden sind, die der kultivierten Pflanze fehlen. Ich kann dieser Behauptung nicht bestimmt widersprechen, bemerke aber, daß ich weder an den Exemplaren, die auf Ceylon am Meerestrand gesammelt wurden, noch an den kultivierten Pflanzen in Peradeniya Steinzellen vorgefunden habe; dagegen scheinen sie bei der sehr nahestehenden Art, Scaevola Plumieri, vorhanden zu sein. Wie sich diese Art in Kultur verhält, ist mir jedoch nicht bekannt. Jedenfalls zeigt Rhizophora mucronata ein solches Verhalten; in den Mangroven befinden sich zerstreut zwischen den Palisaden und dem Schwammparenchym zahlreiche Steinzellen (siehe Taf. XV Fig. 89), oft von außerordentlicher Größe; in Peradeniya war keine Spur von solchen zu entdecken.

Hier kann ich auch erwähnen, daß die Gefäßbündelenden, die am natürlichen Standort durch Hinzutreten von großen Tracheiden bedeutend verbreitert sind, in der kultivierten Pflanze oft schmal erscheinen. Hierfür liefert Rhizophora mucronata ein deutliches Beispiel; denn in den Mangroven sind die Gefäßbündelenden von zahlreichen Speichertracheiden umgeben, die in Peradeniya gar nicht vorhanden waren (vergl. in Taf. XV Fig. 95 mit 96).

Auch mit Avicennia officinalis stellte ich Versuche an. Der Strauch ist in den Mangroven überaus verbreitet; leider gelang es nicht, ihn ohne Zusatz von Kochsalz zu kultivieren. Ich ließ deshalb kleine Pflanzen in Mangroveerde eintopfen und nachher mit einer Salzlösung begießen, deren Konzentration allmählich bis auf $5^1/_2\,\%$ gesteigert wurde. Bekanntlich hat das Meerwasser einen Salzgehalt von ungefähr $3\,\%$; es war deshalb von vornherein zu erwarten, daß sich unter den neuen Bedingungen in der Blattstruktur gewisse Veränderungen zeigen würden. Nach kurzer Zeit fielen die alten Blätter ab und neue kamen zum Vorschein; diese waren auffallend dicker als die früheren, indem das Wassergewebe ungefähr um $^3/_5$ an Größe zugenommen hatte. Aber nicht das allein,

es traten ganz neue Bildungen auf: verschiedene von den Wassergewebezellen erschienen nämlich mit stark verdickten Wänden, die mit zahlreichen unbehöften Poren versehen waren. Man kann diese Bildung wohl als eine Art Steinzellen bezeichnen; sie sind wie die übrigen Zellen des Wassergewebes von polyedrischer Form. Übrigens habe ich schon bei Kendrickia Walkeri ganz ähnliche Zellen erwähnt, die gleichfalls im Wassergewebe vorkamen. Weitere Unterschiede im Blattbau habe ich bei Avicennia officinalis nicht bemerkt. Fig. 101 zeigt den Querschnitt von einem Mangroveblatt. Fig. 102 den Querschnitt eines Blattes der mit $5^1/_2\%$iger Salzlösung begossenen Pflanzen und Fig. 103 zwei der soeben erwähnten neu gebildeten Zellen.

Es ist in diesem Buche oft genug betont worden, daß die Schutzmittel gegen zu starke Transpiration, die bei den Mangrovegewächsen vorhanden sind, unzweifelhaft verhindern sollen, daß das Wasser durch die Blätter schneller abgegeben wird, als die Wurzeln aus dem salzhaltigen Boden es aufnehmen können.

In dem Maße, wie der Boden an Salzgehalt verliert, werden also auch die Schutzeinrichtungen gegen zu rasche Wasserabgabe weniger ausgeprägt sein. Infolgedessen nimmt die Transpirationsgröße der Blätter zu. Da jedoch die Wasseraufnahme nun eine leichtere ist, so sind unter den neuen Bedingungen die alten Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung nicht mehr notwendig.

Die Kulturen mit den Mangrovepflanzen haben uns also die schönsten Beispiele von direkter Anpassung geliefert. In dem Abschnitt über die Transpirationsversuche habe ich einige Angaben gemacht, die die Verdunstungsgrösse der Mangrovegewächse auf salzhaltigem und auf salzärmerem Boden betreffen. (In dieser Verbindung verweise ich auch auf meine Kulturversuche mit Aloe vera, siehe Taf. XIV Fig. 82—84 sowie die Figurenerklärung.)

Wir haben also gesehen, dass verschiedene Schutzeinrichtungen, die mit der Verdunstung im engsten Zusammenhange

stehen, unter gewissen Bedingungen teilweise oder vollständig verschwinden können. In bezug auf das Wassergewebe möchte ich noch einige Beispiele anführen.

Ich beginne mit Cyanotis zeylanica.

Diese kleine Pflanze ist auf Ceylon überaus verbreitet; besonders häufig ist sie in den höheren Regionen, wenn auch die Angabe von Trimen nicht richtig ist, daß sie nur dort vorkommt; denn ich fand sie in mehreren Exemplaren bei einem der bekannten grossen Ficusbäume in Peradeniya augenscheinlich wildwachsend. Der Standort war sehr trocken, und auf dem steinigen Boden verschwand auch schnell jede Feuchtigkeit; dazu kam noch, dass die Pflanzen in der Trockenzeit oft den ganzen Tag dem Sonnenbrande ausgesetzt waren. Die Blätter, die in Fig. 55 unten links abgebildet sind, waren oval, auffallend dick und reichlich mit Haaren bewachsen. Daß eine Pflanze, die unter so ungünstigen Bedingungen lebt, Schutzmittel gegen das Austrocknen der Blätter besitzen muß, ist selbstredend; das Wassergewebe erreichte eine ganz bedeutende Grösse.

Verschiedene von diesen Pflanzen wurden von ihrem trockenen Substrat in Blumentöpfe eingesetzt; die Erde ließ ich immer feucht halten und die Pflanzen an einen schattigen Ort stellen. Schon nach kurzer Zeit erschienen neue Blätter, die sich durch ihre Größe und geringere Dicke von den alten auffallend unterschieden; die letzteren fielen nach kurzer Zeit meistens ab, nur einzelne blieben noch etwas länger am Stamme haften. Die direkte Anpassung war so bedeutend, daß die neuen Pflanzen kaum wiederzuerkennen waren (siehe Fig. 55, rechte Abbildung); denn auch die Haarbekleidung zeigte auffallende Veränderungen. Auf dem trockenen Standorte waren die Blätter sowohl auf der oberen als auch auf der unteren Seite mit zahlreichen langen Trichomen bekleidet; in der Kultur verschwanden diese vollständig von der Oberseite, und nur hier und da waren sie noch auf der Unterseite zu sehen. Ich verweise

auf Fig. 56 und 57, welche Querschnitte durch die Mitte der beiden Formen darstellten. Während das Wassergewebe auf natürlichem Standort ungefähr $^9/_{10}$ der Dicke des ganzen Blattes einnimmt, wurde es unter den günstigeren Bedingungen in den Blumentöpfen auf $^1/_2$ reduziert. Diese Reduktion des Wassergewebes unterscheidet sich insoweit von den früher erwähnten Fällen, als nur die Größe der Zellen geringer wird; denn es bildete sich unter beiden Bedingungen immer nur eine Schicht.

Die Pflanze richtet sich also ganz nach ihren jeweiligen Bedürfnissen; unter den neuen, günstigen Verhältnissen genügte ein Bruchteil des Gewebes, um den Bedarf an Wasser zu decken.

Ich stellte mit beiden Pflanzen einige Transpirationsversuche an; die Pflanzen aus dem trockenen Substrat verdunsteten bedeutend weniger als die eingetopften. Da das Wassergewebe ja nicht dazu beiträgt, die Transpirationsgrösse zu verringern, und die Lage der Spaltöffnungen und die Dicke der Kutikula immer die gleiche blieb, so ist der Unterschied in bezug auf die Verdunstung nur auf die vorhandene oder fehlende Haarbekleidung zurückzuführen.

Aber auch in der Natur selbst haben wir Beispiele genug, die uns ohne Kulturen zeigen, daß durch veränderte Lebensbedingungen in den Gewächsen Kräfte ausgelöst werden, welche eine zweckmäßige Veränderung des anatomischen Baues bewirken. Ich verweise z. B. auf meine Angaben über das wechselnde Auftreten des Wassergewebes bei Ilex Walkerii oder bei Pteris aquilina, unserem gemeinen Adlerfarn, der auf Ceylon eine zweischichtige Epidermis hat, während eine solche bei unseren einheimischen Exemplaren, die im Waldesschatten stehen, fehlt. Hedyotis obscura verhält sich insoweit in ähnlicher Weise, als die Exemplare von Adams Peak kein Wassergewebe haben, wenn sie auf sumpfigen Standorten wachsen, während sie auf trockenen Stellen eine zwei- bis dreischichtige Epidermis anlegen.

Mit der letzteren Modifikation zusammen fand ich die endemische Hedyotis coprosmoides, die gleichfalls Wassergewebe hat.

Noch mehr als bei denselben Arten schwankt die Ausbildung des Wassergewebes bei den einzelnen Gattungen. Es würde zuweit führen, immer neue Beispiele anzuführen; aus den zahlreichen untersuchten Fällen greife ich die Gattung Strobilanthes, den Acanthaceen angehörend, heraus. Sie ist durch 28 Arten auf Ceylon vertreten; hiervon sind 25 endemisch. Einige haben ihren ausschließlichen Verbreitungskreis im Tieflande, andere in den Gebirgszonen, wo sie oft ungeheure Areale bedecken. Sie erreichen durchgehends eine Höhe von 4—5 Fuss und bilden einen größeren oder kleineren Teil des Unterholzes, wachsen also im Schatten; und da sie tiefgehende Wurzeln haben, welche den feuchten Untergrund erreichen, leiden sie selbst in Trockenperioden nicht an Wassermangel. Ich habe im ganzen 19 Arten untersucht. Von diesen besitzt nur Strobilanthes sexennis v. argutus Wassergewebe; dieses bildet unter der Epidermis mehrere mächtige Schichten, die Palisaden sind beinahe lückenlos, während das Schwammparenchym mit größeren Lufträumen versehen ist. Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt, und die Kutikula ist nicht besonders verdickt. Die übrigen untersuchten Arten zeigen keine Spur von Wassergewebe; die Palisaden wie das Schwammparenchym zeigen große Interzellularen. Die Erklärung der Ausnahmestellung, die Strobilanthes sexennis einnimmt, scheint sehr naheliegend; denn es ist die einzige ceylonesische Art, die zu einem Baume heranwächst und nicht selten eine Höhe von 25 Fuß erreicht; während die übrigen Arten höchstens nur einen fingerdicken Stamm haben, zeigt sich bei dieser oft ein Durchmesser von 15—16 cm. Der Baum hat dieselbe Höhe wie die meisten Waldbäume dieser Gegenden. (Strobilanthes sexennis wächst in Höhen von 6000—7000 Fuß.) Die Blätter sind also dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt und transpirieren deshalb stärker. Wie ich übrigens schon früher hervorgehoben habe,

besitzen die Bäume dieser Gegenden überhaupt oft Wassergewebe. Ich habe hier die Hauptform im Auge; sie hat dicke, glatte Blätter, nur hier und da mit kleinen Drüsen versehen. Nicht selten findet man eine Varietät, hirsutissimus, die durch dünne, reich behaarte Blätter ausgezeichnet ist. Hier ist das Wassergewebe aber nicht ausgebildet, wahrscheinlich, weil die Haarbekleidung an sich einen genügenden Schutz gegen Austrocknen der Blätter bietet.

Auf ungefähr ähnlichen Standorten wachsen auch die vielen Impatiensarten Ceylons (von 21 sind 15 endemisch). Die meisten erreichen nur eine Höhe von 1—$2^1/_2$ Fuß und haben, soweit ich es ermitteln konnte, mit Ausnahme von Impatiens macrophylla, kein Wassergewebe. Diese letztere Art erreicht aber nur eine Höhe von 10—12 Fuß und kommt wie St. sexennis in den Gebirgsgegenden vor.

Nachdem ich versucht habe zu zeigen, daß die von außen auf die Pflanzen wirkenden Einflüsse die verschiedensten Anpassungen derselben herbeiführen, will ich noch die auffallend übereinstimmenden Anpassungsformen in Erinnerung bringen, die einerseits auf den Berggipfeln Ceylons, andererseits in den Trockengebieten des Tieflandes vorkommen. Es sind Gewächse der allerverschiedensten systematischen Zugehörigkeit, die an klimatisch so verschiedenen Standorten Formen von gleichem Habitus ausbilden.

Diese Ähnlichkeit liegt hauptsächlich in der schirmförmigen Ausbreitung der Laubkrone und in den dicken lederartigen Blättern, die beinahe immer ausgerandet und oval erscheinen.

Die Ähnlichkeit der Vegetation ist oft ganz auffallend; auf der Insel Kaits ist sie an mehreren Stellen so schlagend, daß, wenn man unbekannt mit den Terrainverhältnissen aus der Physiognomie der Vegetation auf die Höhe über dem Meere schließen wollte, man die Elevation sicher um 7—8000 Fuß zu hoch anschlagen würde. Bekanntlich können ja gleiche

Wirkungen oft auf ganz verschiedene Ursachen zurückgeführt werden; aber trotzdem unterliegt es keinem Zweifel, daß die wichtigste Ursache dieser Erscheinung sowohl in den wüstenartigen Gegenden als auch auf den Berggipfeln unstreitig in den Transpirationsverhältnissen zu suchen ist.

Es sind immer nur ganz bestimmte Arten, die das knorrige Aussehen annehmen, während das umstehende Gebüsch, wenn auch vielleicht niedrig, so doch vollständig normal bleibt. Es kommen nämlich, soweit ich die Sache übersehen kann, hier nur Sträucher oder Bäume in Betracht, deren junge Blätter nicht die nötigen Schutzmittel gegen zu starke Transpiration besitzen. Die normal gebliebenen Individuen haben irgend einen Knospenschutz, oder die jungen Blattanlagen werden, wenn sie keine Knospen bilden, entweder durch einen Harzüberzug oder starke Haarbildung gegen Austrocknen geschützt. Wieder bei anderen werden die neuen Blätter nur in der Regenzeit gebildet, so daß sie, wenn die ungünstigen Perioden eintreten, vollständig entwickelt und deshalb auch gegen äußere Einwirkungen wenig empfindlich sind. Bei den „Krummholzformen“ sterben die jungen Sprosse ab, sobald die ungünstigen klimatischen Verhältnisse eintreten; in der nächsten Wachstumsperiode bilden sich neue Sprosse unter der toten Stelle, und von diesen bleiben nur diejenigen lebensfähig, die in der ersten Zeit zum Vorschein kommen. Diese ungünstigen klimatischen Bedingungen können selbstredend verschiedener Art sein: in den wüstenartigen Gegenden sterben die Sprosse ab, weil sie dem Einfluß der trockenen Luft nicht widerstehen können; in den Hochgebirgen, wo wir die Krummholzformen finden, tritt in einigen Monaten nachts Frost ein, durch den die jungen Sprosse beschädigt werden.

Als Beispiel möchte ich hier Balsamodendron Berryi anführen.

Auf den sandigen, trockenen Stellen erscheint es als ein flachliegendes Gebüsch, das sich höchstens einen halben bis einen

Fuß hoch erhebt. Der Stamm schmiegt sich oft dem Boden vollständig an, und die Seitenzweige verhalten sich ebenso. An sehr warmen Orten bildet es ausgedehnte Matten und nimmt äußerst dicht verzweigte, niedrige Gestrüppform an. Ich möchte auf meine Zeichnung verweisen (Taf. V Fig. 31). Wie aus dieser hervorgeht, sind verschiedene von den Sprossen abgestorben und in Dornen umgewandelt. An dem unteren, noch am Leben gebliebenen Teile haben sich neue Adventivknospen gebildet; einige von diesen, die sich in der ersten Zeit der Regenperiode entwickelt haben, wachsen zu langen Sprossen aus, während die später entwickelten in Dornen übergehen oder vertrocknen und abfallen. Wie durch dies höchst ungleiche Wachstum die mattenartige Form sich weiter entwickelt, ist hier ohne besondere Bedeutung. Uns interessiert nur die Tatsache, daß die jungen Sprosse, die jungen Blattanlagen sowie die sich daraus entwickelnden Blätter keine Anpassungen gegen eine zu starke Verdunstung besitzen und deshalb absterben.

Nun ist aber die Frage, wie Balsamodendron Berryi sich unter günstigeren klimatischen Bedingungen verhält. Hierüber geben uns die zahlreichen Exemplare, die in den feuchten Gegenden vorkommen, Aufschluß. Schon in Colombo, wo die Pflanze bisweilen als Heckenstrauch verwendet wird, zeigt sie ein ganz anderes Verhalten: die Dornen sind beinahe verschwunden, und die Blätter sind viel größer. Ich wurde seinerzeit durch Trimen auf dies Verhältnis aufmerksam gemacht; er erwähnt es auch in seiner Flora[1]). Aber noch auffälliger sind die Exemplare in der Nähe von Peradeniya; hier bilden sie nämlich Bäume von 15—20 Fuß. Die Blätter sind viel größer als in den trockenen Gegenden, und Dornen konnte ich nicht entdecken; während die Belaubung in Nord-Ceylon sehr schwach ist (siehe die Abbildung), ist sie hier reich.

Die Anatomie der Blätter bleibt unter allen Verhältnissen

[1]) Flora of Ceylon Bd. I. p. 237.

unverändert: die Kutikula ist nicht verdickt, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt, und die jungen Sprosse zeigen keine Einrichtungen, die sie gegen zu starke Transpiration schützen können. Während sich eine große Zahl von Pflanzen den neuen Verhältnissen anpaßt und unter diesen sehr gut gedeihen kann, wird z. B. Balsamodendron Berryi wegen seiner geringen Reaktionsfähigkeit neuen klimatischen und Standortsverhältnissen gegenüber gezwungen, Krummholzform anzunehmen.

Ich habe den Baum auf den kleinen Inseln Nord-Ceylons sehr oft gesehen; in vielen Fällen sind seine mattenartigen Bestände rings umgeben von anderen Sträuchern, die sich ganz normal verhalten, und die entweder dort endemisch oder eingewandert sind, aber in diesem Falle die Fähigkeit besaßen, sich hier anzupassen.

Es finden sich übrigens viele Beispiele, die zeigen, daß die Dornen an trockenen Standorten auftreten, während sie im feuchteren Klima gar nicht zum Vorschein kommen. Atalantia zeylanica, die in allen Gegenden des Tieflandes wächst, ist vollständig unbewaffnet, wenn der Strauch keine nennenswerten Trockenperioden durchmacht, wie man dies oft beobachten kann. In den trockenen Gebieten Nord-Ceylons ist er dagegen mit spitzen, kräftigen Dornen ausgestattet, die eine Länge von 2—3 cm haben. In den feuchten Gebirgsgegenden findet sich eine Varietät, rotundifolia, die die Eigenschaft, Dornen auszubilden, überhaupt nicht zu besitzen scheint. Atalantia monophylla, die nur in den trockenen Regionen wächst, hat Dornen, sogar sehr große im Gegensatze zu der dornenlosen A. racemosa, die in den feuchten Bergzonen zu Hause ist. Im übrigen sind die beiden Sträucher wahrscheinlich in eine Art zu vereinigen, da sie sonst sich zu wenig voneinander unterscheiden.

Ein ganz auffallender Unterschied zwischen den Blättern derselben Bäume zeigt sich bei vielen Arten, je nachdem sie im feuchten Tieflande oder auf den höchsten Berggipfeln leben. Die

Blätter, die sonst dünn und biegsam sind, weil die Kutikula gar nicht verdickt ist, erscheinen in den Gebirgsgegenden lederartig und steif und zugleich mit zurückgebogenem Rande (revolutus). Als Beispiel kann ich Myrsine capitellata anführen, die in einer Höhe von 4000′ flach ausgebreitete Blätter besitzt, während auf den Berggipfeln von Haegalla, Adams Peak usw. die Ränder gänzlich zurückgebogen sind. Warum die Blätter hier diese Form annehmen, ist mir nicht bekannt. Es findet sich aber eine große Anzahl Hochgebirgspflanzen, die konstant „Folia revoluta“ besitzen (gute Beispiele finden sich unter Symplicos, Eugenia und anderen Gattungen).

Vielleicht haben wir bei den Gramineen eine analoge Erscheinung; denn verschiedene Arten, die in den trockensten Gegenden wachsen, haben dort zusammengerollte Blätter, während dieselben an feuchten Standorten flach erscheinen; dies ist z. B. bei Imperata arundinacea der Fall. In Mannar, auf Kaits und auf anderen Stellen in den trockenen Teilen Nord-Ceylons ist die Pflanze zusammengedrückt und klein, der Stengel niederliegend und wurzelschlagend und mit steifen, blaugrünen, zusammengerollten Blättern versehen. Auf fettem, feuchtem Boden richtet sie sich dagegen sofort auf, erreicht eine Höhe bis 1 m und hat breite, flache Blätter.

Über den Einfluß des Klimas auf die Ausbildung der Blattformen sind verschiedene Beiträge geliefert; besonders Jungner[1]) und Stahl[2]) haben darauf hingewiesen, daß die Blätter der feuchten tropischen Wälder durch die hochgradige Benetzbarkeit ihrer Oberseite und durch die lang ausgezogene Spitze, die sogenannte Träufelsspitze, ausgezeichnet sind.

Die regenreichen Wälder Ceylons in den Gegenden von Peak Wilderness, Singhe Raja und Hinidum bestehen meistens

[1]) Jungner, J. R., Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regnerischen Kamerungebirge. Botan. Centralblatt 1891. Bd. 47. Nr. 12.

[2]) Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Volume XI. p. 98.

aus Bäumen, die durch „Folia longe acuminata“ „Folia acuminatissima“ und ähnliche Diagnosen charakterisiert werden können. Die Liste würde allzu lang ausfallen, wenn ich alle hier zu erwähnenden Bäume und Sträucher anführen wollte. Besonders bei den Riesen der Diospyros-, Doona-, Dipterocarpus-, Garcinia-, Eugenia-, Ficusarten usw. sind in den erwähnten Gegenden die lang geschwänzten Blätter sofort auffallend. Allerdings fehlen auch nicht Sträucher und Bäume, deren Blätter keine Träufelspitze zeigen; aber die Laubblätter mit ausgezogener Spitze sind unbedingt in der Überzahl[1]).

Bei allen den Bäumen, die bei der Besprechung der Träufelspitze in Betracht kommen, habe ich immer gefunden, daß die Blätter mehr oder weniger hängend sind; ja die Blätter, die an den oberen Seiten der Äste sich befinden, biegen sich (wahrscheinlich durch ihr Eigengewicht) nach unten, selbst wenn der Blattstiel eine bedeutende Krümmung ausführen muß. Ich erwähne dies, weil es mir für die bekannten Jungner-Stahlschen Deutungen zu sprechen scheint. Jedenfalls ist die starke Zuspitzung eine „direkte Anpassung“ an die regenreichen Klimate. Es erscheint deshalb im Grunde selbstverständlich, daß die Arten derselben Gattung sehr verschiedene Blattformen haben können: je geringer die Regenmenge, um so seltener werden die langausgezogenen Blätter. Stahl hat in seiner schon zitierten Arbeit auf eine solche verschiedenartige Gestaltung der Blattspitze bei den Arten derselben Gattung hingewiesen. Seine Beispiele, die er hauptsächlich aus den Aceraceen — Bearbeitung von Pax[2]) — nimmt, scheinen jedoch nicht ganz überzeugend, da die Pflanzen nicht allein aus ganz verschiedenen

[1]) Die schönsten Beispiele von Blättern mit Träufelspitze finden sich vielleicht bei Doona cordifolia und D. ovalifolia, zwei in den regenreichsten Provinzen Ceylons endemische Arten. Die ovalen Blätter sind in dem oberen Ende zu einer langen Spitze ausgezogen.

[2]) Pax, Monographie der Gattung Acer in Botan. Jahrbücher für Systematik und Pflanzengeographie, herausgegeben von A. Engler, Bd. VI und Bd. XI.

Sektionen entnommen sind, sondern auch sehr weit voneinander liegende Standorte bewohnen. Das meist stumpflappige Acer campestre, führt Stahl an, wächst in der Ebene und in den hügeligen Gegenden des mittleren und südlichen Europas. Bei den Ahornarten, die in den feuchten Teilen der östlichen Staaten Amerikas zu finden sind, herrscht lange Zuspitzung der Blattlappen vor. Besonders lange Spitzen befinden sich bei den Laubblättern im Himalaya. Für die ganze Sektion Indivisa gibt Pax an, wie Stahl bemerkt, daß sie im Himalaya, südlichen China und in Japan wachsen und alle durch „Folia apice saepe caudato-acuminata“ charakterisiert werden. Die Blätter der Arten dieser Sektion sind ungeteilt. Alle diese Angaben Stahls leiden besonders darunter, daß er — was übrigens durchaus erklärlich ist — keine genauen Angaben über die Standorte geben kann.

Aus der Flora von Ceylon können wir dagegen eine große Anzahl von Beispielen anführen, die zeigen, daß sehr nahestehende Vertreter derselben Gattung selbst auf einem kleinen Gebiet ganz verschiedene Blattformen ausbilden können. Bei den Ficusarten, die in den regenreichen mittleren Teilen von Ceylon heimisch sind, haben die Blätter ohne Ausnahme eine größere oder kleinere Träufelspitze, wie z. B. bei F. Tsjakela (siehe Fig. 4 Taf. I), F. caudiculata u. a. Mehr oder weniger ovale Blätter mit stumpfer Spitze finden sich bei den Feigenbäumen auf trockenen Standorten in dem nördlichen regenarmen Teile der Insel. Sehr instruktive Beispiele bieten F. tomentosa u. a. Die bekannte F. religiosa (siehe Taf. I Fig. 1), die auch von Stahl wegen der langen Träufelspitze angeführt wird, kommt auf Ceylon vielleicht nicht wild vor, wenn man sie auch sehr allgemein an den buddhistischen Tempeln sieht; einheimisch soll sie dagegen in den regenreichen Zonen des Himalaya sein.

Von anderen Beispielen erwähne ich die Gattung Eugenia. Wie ich schon früher bemerkt habe (vergl. S. 120), sind von

den auf Ceylon vorkommenden 43 Arten 29 endemisch und über die ganze Insel verbreitet. Die längsten Träufelspitzen begegnen uns bei den Bäumen der regenreichsten Wälder, also in den südwestlichen Teilen der Zentralprovinz; ich führe hier nur E. lissophylla, E. Mooniana, E. rufo-fulva und E. micrantha an; die beiden letzteren sind endemisch, die ersteren kommen auch in Indien vor.

Ganz anders ist die Form der Eugeniablätter in den trockenen Klimaten; hier erscheint die Blattspitze entweder stumpf oder eingebuchtet. Als Beispiel führe ich E. bracteata an, die auf Jaffna (an der Nordspitze Ceylons) regelmäßig eingebuchtete Blätter hat, während diese in der Umgebung des regenreicheren Colombo etwas zugespitzt sind.

Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß die Laubblätter in den Hochgebirgen durchgehends eine ähnliche Struktur haben wie in dem trockenen, nördlichen Tieflande der Insel. Auch in der äußeren Form zeigen sie oft eine nicht zu übersehende Übereinstimmung. Alle Eugeniaarten, die auf den hohen Berggipfeln ihre Heimat haben, zeigen wie E. bracteata lederartige, ovale oder rundliche Blätter, die an der Spitze abgerundet oder sogar eingebuchtet sind; als Beispiel seien erwähnt die beiden endemischen E. oligantha und E. rotundifolia sowie E. revoluta und E. lucida, die auch in Indien vorkommen. Andererseits kann ich verschiedene Eugeniaarten anführen, die nur einen kurzen Ansatz einer Träufelspitze zeigen, wie z. B. E. lanceolata, E. fulva, E. rivolorum, E. decora u. a.; sie wachsen alle an mehr oder weniger regenreichen Standorten.

Was nun die Blätter anbetrifft, die nicht allein keine Träufelspitze bilden, sondern sogar abgerundet oder eingebuchtet sind (emarginatus), so bemerke ich, daß ich während meines Besuches auf den Gipfeln der höchsten Gebirge Ceylons (Pedro-Talagala, Adams Peak, Hacgala u. a.) immer nur Bäume mit abgerundeten oder eingebuchteten Blättern gesehen habe. Ähn-

liche Blattformen zeigen aber auch die meisten Charakterbäume und -sträucher der trockenen nördlichen Niederungen Ceylons. Zum Verwechseln ähnliche Blätter haben die soeben angeführte Eugenia bracteata und Memecylon umbellatum. Von den vielen anderen Bäumen mit eingebuchteten Blättern, die gleichfalls in den trockensten Gegenden einheimisch sind, führe ich beispielsweise an: Bauhinia racemosa, Gymnosporia emarginata, Flueggea leucopyrus, Mimusops hexandra, Sapindus emarginatus, Maba buxifolia, Feronia elephantum, Derris parvifolia, Hemicyclia Gardneri usw.

Es finden sich aber auch verschiedene Gewächse, die je nach dem Standort recht verschiedene Blattformen zeigen. Die Blätter von Memecylon varians, einem kleinen, endemischen Baume, der in den mittleren Teilen von Ceylon recht häufig zu finden ist, zeigen an sehr regenreichen Standorten eine oft 2—3 cm lange Träufelspitze, während meine Exemplare von Adams Peak (7300′ hoch gesammelt) beinahe runde Blätter (mit einem Diameter von 1—2 cm) und keine Spur von Träufelspitze zeigen. Beide extremen Formen sind durch eine Unzahl von Übergängen miteinander verbunden und zwar so, daß man oft die klimatischen Bedingungen des Standortes schon nach der Blattform angeben kann. Diese beiden extremen Formen waren übrigens schon Twaites bekannt; er bezeichnete die rundblätterige als E. varians var. rotundatum. Trimen[1]) gibt an, daß diese letztere kleineres Laub als die Hauptform habe und an beiden Enden „obtusus“ sei; sie kommt nur, wie er richtig anführt „at the higher elevation“ vor. Auf Adams Peak hat diese Varietät ganz runde Blätter.

Nicht weniger hervorzuheben ist Ilex Walkeri, bei der auch Formen mit und ohne Einbuchtung der Blattspitze vorkommen; je feuchter und schattenreicher der Standort, um so

1) Trimen, Flora of Ceylon, Part. 2. p. 214.

mehr tritt eine Einbuchtung an der Blattspitze auf. Diese letztere Form findet sich auf Pedro-Talagala, während die erstere auf feuchten Standorten auf Hortons Plain wächst.

Aber sogar auf demselben Baume können die Blätter sich verschieden verhalten, je nachdem sie in der Sonne, im Schatten, in der Regenzeit oder in der ersten Periode der trockenen Jahreszeit gebildet werden. Auf Taf. XIII Fig. 59 a u. b habe ich einen solchen Fall (Memecylon umbellatum) gezeichnet, das Blatt a war in der Sonne entstanden, das Blatt b im Schatten.

Fest steht also, daß die Laubblätter mit Träufelspitze hauptsächlich — um nicht beinahe ausschließlich zu sagen — in den regenreichen Klimaten vorkommen, und daß ausgebuchtete Blätter sehr oft in den trockenen Gegenden zu finden sind. Es ist dies eine so auffallende Erscheinung bei ganzen Formationen, daß eine nur zufällige Ähnlichkeit der Blätter von vornherein ausgeschlossen erscheint.

Die teleologische Deutung der Träufelspitze nach Stahl und Jungner ist ja bekannt. Daß durch diese das Abfließen des Wassers von der Blattfläche erleichtert wird, scheint mir jedoch recht problematisch; denn wie Keeble[1] bei Amherstia nobilis, so beobachtete ich, — gleichfalls in Peradeniya — daß bei verschiedenen Ficusarten, darunter F. religiosa, ein Abtrocknen des Blattes ebenso schnell erreicht wurde, wenn die vorgezogene Spitze abgeschnitten war. Ich habe allerdings nur in der freien Natur die Wirkung des Regens beobachtet und nicht wie Stahl mit einer Gießkanne in einem Treibhause meine Untersuchungen angestellt. Was Keeble sonst gegen die Jungner-Stahlsche Theorie anführt, erscheint nicht einwandfrei. Er teilt mit, daß die Träufelspitzen von Amherstia nobilis an den ausgewachsenen

[1]) Keeble, The hanging foliage of certain tropical trees. Annales of Botany, Vol. 9, p, 76.

Blättern in Peradeniya stets abgestorben waren; sie bestehen aus zarterem Gewebe als der übrige Teil des Blattes. Die Träufelspitze ist auch an den jungen, vertikal abwärts hängenden Blättern viel markierter als an den älteren. Keeble bezieht sich in allen seinen Angaben gegen die Jungner-Stahlsche Deutung nur auf den oben erwähnten Baum. Es ist ihm aber gegangen wie so vielen anderen, die in den tropischen botanischen Gärten ihre Untersuchungen anstellten, sie machten ihre Beobachtungen an Bäumen, die unter ganz neuen Bedingungen wachsen, ja oft sogar in einem ganz anderen Lande ihre Heimat haben. Amherstia nobilis z. B. kommt überhaupt nicht in Ceylon wild vor und wurde im Jahre 1866 von Malacca nach Peradeniya gebracht.

Auffallend ist es, die Richtigkeit jener Theorie vorausgesetzt, daß die Träufelspitze nicht bei den Laubblättern in Nord-Ceylon vorkommt; denn wenn hier auch lange Trockenperioden herrschen, so tritt doch jährlich eine Zeit ein, in welcher der Regen so kräftig und andauernd fällt, daß das ganze Land sozusagen 3—4 Wochen unter Wasser steht.

Göbel und Raciborski haben besonders darauf hingewiesen, dass die Blattspitze bei den Kletterpflanzen eine besondere Neigung zum Vorauseilen zeigt, während die eigentliche Lamina erst später in die Breite und Länge wächst. Bei den Blättern mit Träufelspitze finden wir eine ähnliche „Vorläuferspitze“, die schon in den jüngsten Stadien ausgebildet wird und dann bedeutend länger als die noch sehr kleinen Anlagen der Blattspreite erscheint. Erst später wächst diese heran, während die Spitze nun relativ weniger an Länge zunimmt.

Wenn auch in den jungen Stadien eine mehr oder weniger ausgezogene Blattspitze vorhanden ist, geschieht es doch oft, daß das fertige Blatt nicht allein ohne Spitze, sondern sogar eingebuchtet ist.

Bevor ich auf diesen Fall näher eingehe, möchte ich einen

Versuch erwähnen, den ich mit Doona cordifolia anstellte. Die Blätter, die eine Länge von 10—12 cm erreichen, sind oval oder schmal oval und verjüngen sich zu einer langen Träufelspitze. Bei ganz jungen Blattanlagen entfernte ich die äußere Spitze, und die Blätter erschienen später im ausgewachsenen Zustande ausgebuchtet, wie aus der Taf. I Fig. 2a hervorgeht. Auch mit anderen Bäumen, deren Blätter stark zugespitzt sind, wurden ähnliche Versuche angestellt, die alle dasselbe Resultat ergaben: wenn in jungen Stadien die Vorläuferspitze entfernt wird, erscheinen die Blätter später ausgebuchtet.

Die Anatomie der Träufelspitze lehrt uns, daß nur der Hauptnerv in diese hinausläuft, ohne eigentliche Seitennerven zu bilden. Die Wasserversorgung der Spitze ist deshalb recht gering im Vergleich zu den übrigen Teilen des Blattes; die Blattspitze wird daher nur in sehr feuchter Luft beibehalten werden können. Sobald die äußeren Bedingungen in dieser Richtung geändert werden oder der Baum nach regenärmeren Standorten versetzt wird, trocknet die Spitze ein, oder sie kommt überhaupt nicht zur Ausbildung.

Was ich künstlich hervorgerufen habe, bewirkt die Natur unter bestimmten Bedingungen selbst, und es wird uns deshalb ganz verständlich, daß in regenarmen, trockenen Klimaten Blätter mit Träufelspitze fehlen müssen. Ganz in Übereinstimmung hiermit weisen auch die Laubblätter in den regenarmen Zonen und in den Hochgebirgen gewisse gemeinsame Charaktere auf, da es in den sehr hoch gelegenen Gebieten der Tropen selten regnet. Selbst in der Regenzeit beobachtet man in diesen Gegenden höchstens einen feinen Nebelregen, dagegen fährt besonders in der Trockenzeit ein kalter, trockener Wind über die Berggipfel hin. Die Trockenheit der Luft in diesen Gegenden bewirkt nicht allein die verschiedenen Anpassungen der Blätter gegen zu starke Transpiration, sondern auch das Einrollen des Blattrandes, das hier so überaus häufig vorkommt (Folia revoluta).

Von den verschiedenen Fällen, die ich untersucht habe (u. a. sämtliche auf Seite 224 erwähnten Pflanzen) und die alle zeigen, daß die emarginaten Blätter kausal auf ein Eintrocknen der Blattspitzen im jungen Stadium zurückzuführen sind, werde ich nur einige Beispiele erwähnen.

Bei Memecylon umbellatum haben ursprünglich alle Blattanlagen eine deutliche Spitze; bei den Blättern, die in der Sonne wachsen, trocknet diese aber bald ein, und das Wachstum hört selbstredend an der Spitze auf, während die angrenzenden Zellen ihre Teilungen fortsetzen. Bei den fertig ausgebildeten Blättern kann man den abgestorbenen Teil deutlich als ein braunes Gewebe wahrnehmen. Auf Taf. XIII Fig. 59 a u. b sieht man, wie die Blattnerven in den Blättern verlaufen.

Es finden sich aber auch Fälle, wo an der Blattspitze ein Epithem vorhanden ist, das aber frühzeitig zugrunde geht, wodurch ebenfalls weiteres Wachstum der Blattspitze ausgeschlossen wird. Bei der Mangrovepflanze Lumnitzera racemosa zeigt sich eine Apikalöffnung, wie sie schon bei verschiedenen monokotylen Wasserpflanzen beschrieben[1]) wurde. Über dem Ende des Mittelnervs tritt unter der Spitze eine Höhlung auf, die schließlich nur von der Kutikula überspannt ist; in dieser Grube liegen noch die vertrockneten Reste von Gefäßen oder anderen Gewebeteilen (abgebildet auf Taf. XIV Fig. 78)[2]). Daß die ausgewachsenen Blätter bei dieser Pflanze emarginat sind, brauche ich kaum hinzuzufügen.

Überall habe ich gefunden, daß die ausgebuchteten Blätter ursprünglich eine Blattspitze besitzen, die aber später zugrunde geht. Daß die Blätter emarginat oder zugespitzt erscheinen, je nachdem sie in der Sonne oder im Schatten wachsen, haben wir bei Memecylon umbellatum gesehen. Ich versuchte in Pera-

1) Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Auflage, p. 437.
2) Vergl. Holtermann, Beiträge zur Anatomie der Combretaceen.

deniya Pflanzen, die sonst immer emarginate Blätter besitzen, in sehr feuchter Luft zu ziehen, um zu verhindern, daß die Blattspitzen eintrockneten; leider war die Zeit zu kurz, um sichere Resultate zu erzielen. Im übrigen kann vielleicht schon mit Buxus sempervirens experimentiert werden. Die jungen Blätter sind hier zugespitzt, während die älteren bekanntlich ausgebuchtet erscheinen.

Schon in meiner Mitteilung „Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen" habe ich angedeutet, daß, wenn auch viele für die Physiognomie der Flora von Nord-Ceylon ganz besonders bezeichnende Arten wohl auch anderwärts verbreitet sind, sie doch hier oft durch ganz zwerghafte Formen vertreten sind. Besonders liefern die Gramineen zahlreiche Beispiele. Panicum flavidum Retz. wächst z. B. in den trockensten Gegenden als eine kleine Pflanze mit kurzen Internodien, wurzelschlagendem Stengel und steifen, zusammengerollten Blättern. Auf den feuchten Standorten in Peradeniya dagegen ist das Gras kaum wiederzuerkennen; es ist 3—4 Fuß hoch, aufgerichtet und mit flachen Blättern versehen. Ein ähnliches Verhältnis zeigt auch P. distachya. Apocopis Wightii ist in Nord-Ceylon stark behaart und bietet den Anblick einer Alpenpflanze; in Peradeniya dagegen geht sie in eine dünnblätterige, beinahe unbehaarte Form über. Ein augenfälliges Beispiel bietet Eleusine aegyptiaca, ein Gras, das ganz allgemein in den warmen Gegenden der Insel zu finden ist. Die Pflanze variiert in der ausgiebigsten Weise je nach der Beschaffenheit des Bodens und des Klimas. In Peradeniya sind die Exemplare, wenn sie auf schattigen Standorten wachsen, bis zu $^1/_2$ m hoch; die Ähren stehen zu 4—5 beisammen und sind 4—5 cm lang; in den trockenen Gegenden von Jaffna sind die Stengel niederliegend, der Erde angeschmiegt und an jedem Knoten wurzelschlagend. Die Ähren stehen hier nur zu zweien und sind 1—2 cm lang. Meine Zeichnung (Taf. XI Fig. 52) von Paspalum longiflorum ist nach einem Exemplar ausgeführt,

das ich am sandigen Meeresstrande bei Jaffna fand. In Peradeniya erschien das Gras bis zu 30 cm hoch und ohne Neigung, Wurzel zu schlagen; auch die Behaarung war in Jaffna erheblich stärker als in Peradeniya. Ähnliche Beispiele bieten auch Diplachne fusca und Aleuropes lagopoides. Leider kann ich auf die verschiedenen Fälle nicht weiter eingehen. Ein umfangreiches Material für solche Studien befindet sich in dem Herbar des botanischen Gartens zu Peradeniya.

Hier kann auch die Zwergform von Caelachne perpusilla erwähnt werden. Die Pflanze erreicht auf feuchten Standorten durchgehends eine Höhe von $^1/_4$—$^1/_2$ m. Auf trockenen Stellen des Hochgebirges dagegen wird sie nur 3—4 cm hoch und hat fadenförmige Blätter, wie auf Taf. XII Fig. 59 dargestellt ist.

Eine andere sehr bemerkenswerte Zwergform bildet Cyperus polystachyus. Auf den feuchten Patanas wird er 40—50 cm hoch. Von Herrn Nock erhielt ich einige Modifikationen, die er auf ganz trockenem Boden von normalen Formen gezogen hatte; eine ist in natürlicher Größe auf Taf. XII Fig. 53b abgebildet; sie hatte eine Höhe von 2—3 cm[1]).

Aber nicht allein die Gramineen und Cyperaceen kommen bei Erwähnung der Zwergformen in „the dry Region" in Betracht. Ich habe schon früher erwähnt, daß z. B. Erigeron asteroides, das sonst eine Höhe von 45 cm erreichen kann, auf

1) Ich stellte Versuche mit Centotheca lappacea an, einem Grase, das in den feuchten Wäldern wächst und sehr breite Blätter besitzt. Die Pflanzen wurden in die Sonne gestellt und gediehen gut, obgleich sie zu größerer Verdunstung gezwungen waren. Ich konnte beobachten, daß die neuen Blätter durchgehends kleiner und schmäler wurden. Auf Taf. XII Fig. 58 ist die Sonnenform abgebildet; die gewöhnliche Breite der Blätter in den feuchten Wäldern ist durch die punktierten Linien angegeben.

Auch Panicum repens versuchte ich zu kultivieren; denn dieses Gras, das in trockener, sandiger Erde ebensogut wächst wie auf fettem, feuchtem Boden, schien mir besonders geeignet. Die Blätter waren auf trockenen Standorten zusammengerollt und auf feuchtem Boden flach ausgebreitet. Auf der ersten Stelle entwickelt die Pflanze das große, dicke Rhizom, wie ich es auf Taf. III Fig. 23 ($^2/_3$ verkleinert) abgebildet habe; in einem feuchten Boden erschien es aber nur von geringer Dicke und zeigte nichts Auffälliges. Nähere Untersuchungen hierüber wären erwünscht.

der kleinen Insel Kaits, nicht weit von Jaffna, in Exemplaren von 1—2 cm erschien; Vernonia cinerea wurde auch nicht größer, während sie sonst eine Höhe bis zu 60 cm erreicht. Ich verweise auf meine Zeichnungen. Sie zeigen, in natürlicher Größe dargestellt, einige Zwergformen. Enicostema littorale (Taf. XI Fig. 53 rechte Abbildung) wird unter günstigeren Bedingungen bis 45 cm hoch, Vicoa indica (Taf. XI Fig. 53 linke Abbildung) bis 80 cm und Blumea amplectens (Taf. XI Fig. 53 mittlere Abbildung) bis 35 cm. Von Aneilema spiratum (Taf. X Fig. 50a und 50b) gebe ich beide Formen wieder. Die größere Form findet sich sehr häufig in den Reisfeldern an sehr feuchten Stellen, während die kleinere an ganz trockenen Standorten in der Nähe von Jaffna gesammelt wurde.

Eine noch auffallendere Erscheinung bildet Trianthema triquetra, eine kleine, mehrjährige Pflanze, die auf sehr trockenen Standorten eine ganz andere Form annimmt: die Internodien werden sehr kurz und die Blätter viel kleiner. Auf Tafel XII Fig. 54 sind beide Formen abgebildet, links die normale, rechts die Zwergform. Beide Modifikationen sind durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden.

Bei den Zwergformen findet immer eine Reduktion der Zahl der Blätter statt; auf Taf. X Fig. 51 ist Portulaca quadrifida abgebildet. Rechts befindet sich die normale Form, wie sie auf gutem, feuchtem Boden erscheint. An der Basis sind die Blätter von kleinen Haaren umgeben. Auf sehr trockenen Standorten sind die Blätter weit geringer an Zahl, und die Haare wachsen zu einem dichten Filz aus, wodurch die Transpiration der Pflanze bedeutend herabgesetzt werden muß.

Daß die oben erwähnten gedrungenen Formen auch auf Plätzen mit fettem, gutem Boden vorkommen, wenn nur die genügende Trockenheit der Erde vorhanden ist, beweist, daß die Wasserversorgung eine sehr wichtige Rolle spielt, und es ist vollständig in Übereinstimmung hiermit, wenn wir zum Teil

dieselben Zwergformen sowohl in den Hochgebirgen wie auch an salzhaltigen Stellen wiederfinden. Ein instruktives Beispiel bietet Heylandia latebrosa (Taf. XI Fig. 53). Diese kleine Leguminose, die auf günstigen Standorten, flach ausgebreitet und noch dazu stark verzweigt, oft eine Länge von 60—70 cm erlangt, bildet auf den trockenen Savannen an dem salzhaltigen Meeresstrande und in Wüstengegenden genau dieselben Modifikationen, nämlich kleine, stark behaarte, gedrungene Formen.

Der Nanismus scheint nicht von konstanter Natur zu sein. Man sollte meinen, daß diese Pflanzen, die unzweifelhaft unzählige Generationen hindurch auf dem nämlichen Standort gelebt und dessen Einwirkung erfahren haben, zu einer gewissen Konstanz gelangt wären, so daß, wenn man sie auf einem anderen Standorte ansiedelte, sie noch lange erworbene Merkmale unverändert beibehalten müßten. So plausibel dies von vornherein erscheinen mag, so ist es doch tatsächlich nicht zutreffend; denn in dem botanischen Garten zu Peradeniya gingen Nachkommen von solchen Zwergformen schon in der ersten Generation in normale Formen über, sobald die Bedingungen günstig waren. Ein besonders instruktives Beispiel bot in dieser Beziehung Enicostema littorale; hier bildeten sich die Zwergformen direkt zu normalen Exemplaren aus, wenn sie in fetten, etwas salzhaltigen Boden verpflanzt wurden.

Ich brauche auf diese letztgenannten Tatsachen nicht näher einzugehen, um zu zeigen, daß wir es hier mit einer Erscheinung der direkten Anpassung zu tun haben, die teils durch die kurze Vegetationsperiode, teils durch die in geringem Maße vorhandenen Nährstoffe bedingt wird. Ein trockenes Klima bewirkt ja stets, daß die Pflanzenteile in geringerer Zahl und Größe ausgebildet werden. Die Gewächse in Nord-Ceylon sind also durchgehends klein und wenig beblättert, mit wenigen Blüten ausgestattet; Verzweigungen sind nur spärlich vorhanden oder fehlen vollständig. Dies bedingt wieder, daß die Blätter nur

klein oder schwach entwickelt sind, und der ganze Habitus erscheint mehr oder weniger gedrungen, weil die Stengelinternodien verkürzt sind. Es sind dies also Eigentümlichkeiten, die nichts Bleibendes an sich haben, sondern nur so lange dauern, als die Einwirkung währt.

Ich hatte dies schon in der oben zitierten vorläufigen Mitteilung (pag. 4) angedeutet. De Vries[1]) hat im „Album der Natur" diese Mitteilung ziemlich eingehend besprochen; er sagt, daß meine Bemerkung über die Inkonstanz der einheimischen Pflanzen nicht zugunsten der Nägelischen Lehre von der direkten Bewirkung spricht.

Hierauf möchte ich folgendes erwidern: Daß unter neuen und günstigeren Bedingungen wieder normale Individuen gebildet werden, steht in keinem Widerspruch zu Nägelis Auffassung; denn aus meinen Angaben geht nur hervor, daß die Veränderungen nicht erblich sind; sie bewegen sich innerhalb der ontogenetischen Elastizitätsgrenze — wie Nägeli sich wohl ausdrücken würde — und bedingen nur Standortsmerkmale. In seinen Untersuchungen über die Hieracien hat ja gerade Nägeli hervorgehoben, daß die Ernährungseinflüsse nur vorübergehende Veränderungen hervorrufen. „Reichliche Nahrung kann fett machen, Nahrungsentziehung führt die frühere Magerkeit wieder herbei." Er führt eine große Zahl von Beispielen an, die beweisen, daß die Nahrungseinflüsse Eigenschaften, die sie unmittelbar hervorrufen, doch nicht dauernd zu machen vermögen, auch wenn sie durch noch so viele Generationen hindurch eingewirkt haben. Alpenpflanzen, — so bemerkt Nägeli — von denen man annehmen muß, daß sie von jeher (wenigstens seit der Eiszeit) unter den nämlichen Verhältnissen gelebt und die charakteristischen Eigenschaften der Hochlandspflanzen besessen haben, verlieren diese Eigenschaften bei der Verpflanzung in

[1]) Hugo de Vries, Over den Invloed der Omgeving op het Uiterlijk der Planten. Album der Natur 1903.

die Ebene vollständig schon im ersten Sommer. Statt des früheren, gedrungenen, unverzweigten Wuchses und der geringen Zahl von Organen sind sie nun in die Höhe geschossen, stark verzweigt und mit zahlreichen Blättern und Blüten versehen. Es sind dies vorübergehende Eigenschaften, die er als Ernährungsmodifikationen bezeichnet.

Bei allen Beispielen, die ich angeführt habe und deren Zahl sich leicht vermehren ließe, entspricht die Anpassung, welche als Reaktion auf eine äußere Einwirkung auftritt, stets einem Bedürfnis und erweist sich somit immer als nützlich. Diese Wirkungen der Außenwelt kommen also direkt zur Geltung und nicht auf dem Umwege der natürlichen Zuchtwahl oder der Mutation. Die äußeren Reize haben also direkt die Anpassungen hervorgerufen und damit formändernd in den Organismus der Pflanzen eingegriffen.

Die Frage ist nun, ob solche durch Selbstregulierung erworbenen Eigentümlichkeiten vererbt werden können. Bekanntlich ist dies eine Streitfrage der neueren Zeit. Die Darwinisten mit Weismann an der Spitze können sich mit diesem Gedanken nicht befreunden, während eine große Zahl von Botanikern, wie Nägeli, Schwendener, Wettstein u. a. die Ansicht vertreten, daß die hierher gehörenden Anpassungen erblich fixiert werden können.

De Vries schließt sich in seiner Mutationslehre den Darwinisten an, indem er die Bedeutung der natürlichen Zuchtwahl anerkennt, aber allerdings erbliche Anlagen immer nur plötzlich, unvermittelt und ohne Beziehung zur Außenwelt auftreten läßt.

Dauert der Reiz während eines sehr langen Zeitraumes, also eine große Anzahl von Generationen hindurch an, so werden die direkt erworbenen Anpassungen erblich. Es könnte aber leicht der Einwand gemacht werden, daß gerade meine Kulturversuche zeigen, daß verschiedene Eigentümlichkeiten sofort verschwinden oder in geringerem Maße auftreten, wenn sich die

äußeren Bedingungen ändern. Wir haben ja gesehen, wie das Wassergewebe bei den Mangrovepflanzen, Cyanotis zeylanica usw. unter gewissen Verhältnissen schwächer ausgebildet wird und sogar schon in der ersten Generation, obschon die Versuchsobjekte aus Pflanzen hervorgingen, die gewiß seit unendlichen Zeiten an demselben Standort gewachsen waren. Bei Aneilema spiratum war dies noch auffallender; denn als die Pflanze in immer feucht gehaltener Erde kultiviert wurde, verschwand das Wassergewebe vollständig oder blieb nur über den Gefäßbündeln erhalten. (Siehe Taf. X Fig. 50a und 50b.) Bei Acanthus ilicifolius verschwanden die Schleimzellen, bei Rhizophora mucronata die Steinzellen, als die Pflanzen ohne Salz kultiviert wurden. Dies scheint, wie gesagt, gerade nicht für die Erblichkeit zu sprechen. In diesen Fällen ist wohl die äußere Erscheinung nicht erblich fixiert, aber die Fähigkeit, die verschwundenen Merkmale wieder zu erzeugen, ist geblieben. Denn wir brauchen nur die Pflanzen in die alten Bedingungen zurückzubringen, dann treten die Anpassungen wieder in ihrer ursprünglichen Stärke auf. Bei Rhizophora werden wieder ein mächtiges Wassergewebe und Steinzellen ausgebildet und bei Acanthus kommen die großen Schleimzellen wieder zum Vorschein.

Viele von den durch äußere Einwirkung erworbenen Merkmalen bleiben aber auch unter ganz neuen und verschiedenartigen Bedingungen erhalten; ich erinnere nur daran, daß unsere gewöhnlichen Zimmerpflanzen, z. B. Ficus elastica und mehrere Begonienarten, sich in Europa in habitueller und anatomischer Beziehung durchaus wie in den Tropen verhalten. Ebenso sind auf Ceylon verschiedene europäische Pflanzen eingewandert, die gleichfalls in der neuen Heimat unverändert geblieben sind.

In seiner Arbeit über die Spaltöffnungen hat Schwendener[1]) darauf hingewiesen, daß von den nordischen Cyperaceen, die

[1]) Schwendener, Gesammelte botanische Mitteilungen B. I S. 71 (Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen).

sich fast ausnahmslos an sumpfigen und moorigen Orten bei uns angesiedelt haben, ein Bruchteil mit eingesenkten oder von Papillen überwölbten Stomata ausgestattet ist, daß aber der überwiegenden Mehrzahl dieses Steppenzeichen fehlt. Dasselbe ist an gewissen nordischen Standorten, wo es heute noch zu beobachten ist, ausgebildet worden und dann nach der Ansiedlung in unsern Breiten erhalten geblieben.

Die anatomischen Merkmale, welche als Anpassungen an die äußeren Lebensbedingungen zu betrachten sind, kommen also ausschließlich bei den endemischen Arten vor, dagegen entsprechen sie bei eingewanderten nicht immer den heutigen Standortsverhältnissen. Sowohl die erwähnten xerophytischen Merkmale, welche einzelne Gräser und Scheingräser unserer Flora aufweisen, als auch die außergewöhnlichen Verstärkungen der Schutzscheide bei Tofieldia calyculata, Iris sibirica, Narthecium ossifragum u. a. sind offenbar nach Schwendeners Untersuchungen nicht an den Standorten in Deutschland, sondern in der durch größere klimatische Extreme ausgezeichneten Urheimat entstanden. —

Inwieweit nun die soeben angeführte Einsenkung der Spaltöffnungen bei einigen Cyperaceen auf Rechnung äußerer Faktoren oder der natürlichen Zuchtwahl zu stellen ist, läßt sich wohl in diesem speziellen Fall nicht entscheiden; dagegen habe ich ja Beispiele genug aus anderen Pflanzenfamilien angeführt, die uns zeigen, daß die Spaltöffnungen bei derselben Art je nach den Bedingungen vertieft oder an der Oberfläche liegen.

Meiner Meinung nach wird aber schließlich die Lage der Spaltöffnungen auch bei den von mir erwähnten Pflanzen erblich fixiert, wenn die Bedingungen lange genug nach einer bestimmten Richtung einwirken.

Das Wassergewebe wird unzweifelhaft durch äußere Agenzien beeinflußt. Ich erinnere besonders an meine auf Seite 212 angeführten Versuche mit Avicennia officinalis, bei denen es sich zeigte,

daß die neu gebildeten Blätter sich auch in anatomischer Beziehung von den früheren unterschieden; denn das Wassergewebe war bei jenen beinahe doppelt so mächtig und bestand aus 6—7 Schichten, während es früher höchstens 2—3 zeigte.

Daß das Wassergewebe durch direkte Anpassung vergrößert werden kann, unterliegt also nach diesen Experimenten keinem Zweifel. Die nächste Frage ist nun die Erblichkeit. Es findet sich eine große Zahl von Fällen, wo das Wassergewebe vollständig unverändert bleibt. So z. B. bei Alstonia scholaris. In den Mangroven, in Peradeniya, in den feuchtesten sowie in den trockensten Gegenden Ceylons behalten die Blätter dieser Pflanze das Wassergewebe unverändert bei, und so war es auch unter den Bedingungen der Kultur der Fall, sei es daß mit salzhaltigem oder salzfreiem Wasser begossen wurde.

Wie schon angeführt, besitzen sämtliche echten Mangrovegewächse Wassergewebe; es sind dies ungefähr 25 Arten. Daß das Gewebe einem Bedürfnis entspricht, beweist schon die folgende Tatsache: wo es nicht subepidermal entwickelt ist, findet es sich tiefer im Innern — ausgebildet wird es stets in irgend einer Weise.

Beinahe ebenso regelmäßig tritt das Wassergewebe bei einer anderen Formation auf, die gleichfalls mit einem vorübergehenden Wassermangel zu kämpfen hat, nämlich bei den Epiphyten der feuchten Gegenden. Und diese Übereinstimmung in bezug auf das Wassergewebe, die bei den verschiedensten Pflanzenfamilien beobachtet wird — zu den Mangrovegewächsen gehören ein Farn, verschiedene Monokotylen und Dikotylen — sollte nur durch Mutation hervorgerufen sein, und das Zustandekommen der unbestrittenen Zweckmäßigkeit nur durch Zufall erklärt werden?

In seinem Vortrag in Karlsbad bemerkte von Wettstein[1]),

[1]) Wettstein l. c. p. 12 und 22.

daß, soweit unsere Erfahrungen reichen, durch direkte Anpassung niemals etwas absolut Neues in die Erscheinung tritt, sondern nur Modifikationen oder Umgestaltungen schon vorhandener Eigentümlichkeiten bewirkt werden[1]. Wettsteins Formulierung ist nicht ganz klar; jedenfalls haben wir gesehen, daß bei den Mangrovegewächsen, die in Peradeniya kultiviert werden, Steinzellen, Speichertracheiden, Schleimzellen usw. mit Hilfe von Kochsalz hervorgerufen werden können. Ich kann noch andere Beispiele anführen. Bei den Exemplaren von Avicennia tomentosa, die mit $5^1/_2$ % Kochsalzlösung begossen wurden, trat im Gewebe der Blätter etwas absolut Neues hinzu. Es bildeten sich nämlich im Wassergewebe große Zellen, die durch ihre verdickten, mit zahlreichen Poren versehenen Wände scharf von den übrigen Zellen des Gewebes abgegrenzt waren. Bei den Pflanzen von Nipa fruticans, die in Peradeniya kultiviert wurden, zeigten sich auch auf der Oberseite der Blätter Spaltöffnungen, während solche in den Mangrove-Exemplaren nur auf der Unterseite zu finden sind. Auch von Schwendener kann ich ein Beispiel anführen; er sagt[2]:

„Eine weitere bemerkenswerte Tatsache ist das Vorkommen einer Schutzscheide (Endodermis) bei Stammorganen, welche im Boden oder im Wasser vegetieren. Die Vermutung liegt nahe, daß die Entwickelung solcher Scheiden, wenn sie den oberirdischen Stammteilen fehlen, ebenfalls mit den veränderten Lebensbedingungen im Zusammenhange stehe und folglich auf direkte Bewirkung zurückzuführen sei. Versuche, bei denen gewöhnliche Laubtriebe in einer mit Erde gefüllten Tonröhre eine Zeitlang weiter wuchsen, ergaben denn auch tatsächlich

[1]) Wettstein fügt noch hinzu: „in dieser Hinsicht bildet die direkte Anpassung geradezu einen Gegensatz zur Veränderung durch Mutation". Ist denn durch die Mutation tatsächlich etwas absolut Neues zur Erscheinung gebracht? Soweit mir bekannt, hat man bei der Mutation bis jetzt nur Modifikationen der schon vorhandenen Eigentümlichkeiten beobachtet.

[2]) Schwendener l. c. p. 9.

kleine Veränderungen im Sinne einer beginnenden Scheidenbildung, indem einzelne Zellen oder Zellreihen an der betreffenden Stelle außerhalb der Gefäßbündel nach dem Versuche deutlich verkorkt waren."

Nicht ganz begreiflich bleibt es, wie Wettstein, der doch behauptet, daß durch direkte Anpassung nicht „etwas absolut Neues in die Erscheinung tritt", doch von der Gültigkeit der lamarckistischen und darwinistischen Anschauung „vollkommen überzeugt"[1]) sein kann.

Darwin war ja bekanntlich der Meinung, daß das Klima keinen direkten Einfluß auf die Ausbildung der pflanzlichen Merkmale habe; er hebt dies besonders in seinen Briefen wiederholt hervor; nur in einem der letzten sagt er, daß er doch vielleicht die Bedeutung der äußeren Faktoren unterschätzt habe (Brief an Semper, 19. Juli 1881). Es ist durchaus erklärlich, daß Darwin, obgleich er ein so objektiver und vorurteilsloser Beobachter war, die direkte Einwirkung der klimatischen Faktoren übersehen konnte; denn erst durch die späteren, mikroskopischen Untersuchungen wurden unwiderlegbare Beweise für die direkten Anpassungen beigebracht; sie sind durch innere Kräfte entstanden, welche durch äußere Faktoren ausgelöst wurden.

In seinem Buche „Willkürliche Entwickelungsänderung bei Pflanzen" hat Klebs versucht den Nachweis zu führen, daß gewisse Entwickelungsvorgänge in einer kausalen Abhängigkeit von bekannten äußeren Faktoren stehen. Bei verschiedenen Pilzen, Algen und Phanerogamen hat er durch Veränderung des Substrats oder sonstiger äußerer Bedingungen gezeigt, dass gewisse Prozesse vom Experimentator nach Belieben hervorgerufen oder unterdrückt werden können. Die Experimente von Klebs sind wohl so bekannt, daß ich nicht nötig habe, näher auf sie einzugehen. Er ist ein Anhänger der sogenannten kausalen

[1]) Wettstein, l. c. p. 8.

Morphologie und setzt voraus, daß die Gestaltungsprozesse von äußeren Faktoren kausal bewirkt werden.

Der Gegensatz in unseren Auffassungen liegt im wesentlichen darin, daß Klebs die teleologische Deutung bekämpft und überall die Kausalität zur Geltung zu bringen sucht, wobei die Begriffe Ursache und Wirkung in physikalischem Sinne gedacht sind.

Auch ich hatte es in der Hand, durch Änderungen des Substrats gewisse Entwickelungsvorgänge hervorzurufen oder zu unterdrücken. Bei verschiedenen Pflanzen konnte ich Schleimzellen, Wassergewebe, Steinzellen usw. zum Verschwinden oder Hervortreten bringen, die Kutikula verstärken, eingesenkte Spaltöffnungen in das Niveau der Oberfläche heben usw. Die beobachteten Veränderungen waren aber nicht derartl daß sie als Wirkungen der äußeren Faktoren im physikalischen Sinne gedeutet werden könnten. Diese Faktoren riefen nach meiner Auffassung bloss latente Kräfte wach, welche sodann die veränderte Gestaltung herbeiführten. Die neuen Merkmale können hierbei im Verlaufe der Zeit erblich fixiert werden, wie dies z. B. beim Laubfall und der Jahrringbildung der Fal ist, oder unter Umständen wieder verschwinden.

Eine befriedigende Einsicht in diese inneren Vorgänge ist jedoch bis dahin nicht erreicht. Sie bleiben unverstanden, gleichviel, ob man die wirksame Kraft als Nisus formativus, Dominanten oder sonstwie bezeichnet.

Auswahl der Literatur.

Areschoug, F. W. C., Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen. Englers Jahrbücher Bd. 2. 1881.

— Untersuchungen über den Blattbau der Mangrovepflanzen, Stuttgart 1902.

Battandier, Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces d'une région. Bullet. de la Soc. Bot. de France. Tome XXXIV.

Boodle, L. A., 1. The structur of the leaves of the Bracken (Pteris aquilina) in relation to environment. Linn. soc. Journal Botany, V. XXXV. 1904.

Brandis, D., Forest Flora of North-West and Central India. Calcutta 1876.

Brick, C., Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandgewächse. Schriften der Naturf. Ges. zu Danzig. Neue Folge. Bd. 7.

Burgerstein, A., Untersuchungen über die Beziehungen der Nährstoffe zur Transpiration der Pflanzen. I. Reihe (Sitzber. d. kais. Akad. der Wissenschaften in Wien. Bd. LXXIII. 1876. p. 191).

— Über die Transpirationsgröße von Pflanzen feuchter Tropengebiete. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Berlin. Bd. XV. 1885.

— Untersuchungen über Beziehungen der Nährstoffe zur Transpiration der Pflanzen (Sitzber. der kais. Akad. der Wissenschaften in Wien. Tome 73. 78 (1876, 1878).

— Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.

Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.

Darwin, Francis, The life and letters of Charles Darwin. London 1887.

Gamble, J. S., A manual of indian timbers. Calcutta 1902.

Giltay, E., Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik Bd. 30 (1897).

— Die Transpiration in den Tropen und in Mitteleuropa II—III. Ebenda Bd. 32 (1898). p. 477 und Bd. 34 (1900).

Goebel, K., Über die Rhizophoravegetation. Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Rostock. 1886.

— Pflanzenbiologische Schilderungen. I.—II. Teil. Marburg 1888—1891.

— Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

Gramse, Wilhelm, Über die physiologische Bedeutung der Speichertracheiden. (Dissertation. Berlin 1907.)

Grisebach, August, Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig 1872. 2. Aufl. 1884.

Grinlinton, F. H., Administration Reports 1899. Meteorology. Colombo.

Haberlandt, G., Anatom.-physiol. Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissenschaften in Wien. Bd. 104 (1895).

Haberlandt, G., Über die Größe der Transpiration im feuchten Tropenklima. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XXXI (1897).
— Erwiderung. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 33 (1899).
Hartig, Ein Ringelungsversuch. Allg. Forst- und Jagdzeitung 1889.
— Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen.
Hammerstein, Kurt, Anatomie der Loranthaceen (in Bearbeitung als Dissertation in Berlin).
Hintze, W., Über den mechanischen Bau des Blattrandes mit Berücksichtigung einiger Anpassungserscheinungen zur Verminderung der lokalen Verdunstung. Nova acta der Kaisl. Leopold. Carol. Bd. 54. Nr. 2 (Halle 1889).
Holtermann, Carl, Anatomisch-physiologische Untersuchungen aus den Tropen. Sitzungsber. der Kgl. Preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin 1902.
— Beiträge zur Anatomie der Combretaceen. Kristiania Videnskabsselskabs Forhandlinger 1893.
Hooker, J. D., Flora of British India. Vol. I—V.
Jacquin, W. J., Selectarum Stirpium americanarum historia etc. Vindobonae 1763.
Jelinek, C., Psychrometer-Tafeln für das hundertteilige Thermometer. 4. Aufl. Leipzig 1894.
Junghuhn, F., Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Bd. I—III. Leipzig 1857.
Karsten, G., Über die Mangrovenvegetation im malayischen Archipel. Bibliotheca botanica. Heft 22. 1891.
Kihlmann, Pflanzenbiol. Studien aus Russisch-Lappland. Act. Soc. pro fauna et flora fennica. Tomus VI. Nr. 3.
Klebs, Georg, Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
Kny, Leopold, Über Verdoppelung des Jahresringes. Verhand. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg von 1879.
Koop, H., Anatomie des Palmenblattes mit besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Dissertation. Zürich 1907.
Krabbe, Über das Wachstum des Verdickungsringes aus den jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. Berlin 1884.
Kramer, Alfred, Die anatomischen Anpassungen der Farnkräuter an Klima und Standort. Dissertation. Berlin 1907.
Lesage, P., Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Revue générale de botanique. Tome II. 1890.
Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
Noll, F., Vorlesungsnotiz zur Biologie des Sukkulenten. Flora 1893.
Pearson, H. H. W., Botany of the Ceylon Patanas. Journal of the Linnean society. Bd. 34 (1898—1900).
Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2 Bände. Leipzig 1897, 1904.
Reiche, Zur Kenntnis der Lebenstätigkeit einiger chilenischer Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30 (1897).
Sachs, J., Das Erfrieren bei Temperatur über Null Grad. Bot. Zeit. 1860.
— Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration. Botan. Zeit. 1860.
Solereder, Hans, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899.
Schenk, H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Jena 1892—93.
Schimper, H. F. W., Die epiphytische Vegetation Amerikas. Bot. Mitteil. aus den Tropen. Heft II. 1888.
— Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in der Flora Java's. Sitzungsb. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Bd. VII. 1890.

Schimper, Die indomalayische Strandflora. Jena 1891.
Schwendener, S., Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig 1874.
— Gesammelte Botanische Mitteilungen. Berlin 1899.
— Über den gegenwärtigen Stand der Deszendenzlehre in der Botanik. Naturwiss. Wochenschr. 1903.
Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin de Buitenzorg v. XI (1893).
— Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeit. Bd. 52.
Strasburger, Eduard, Histologische Beiträge. Heft III. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.
Tominski, Paul, Die Anatomie des Orchideenblattes in ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Dissertation. Berlin 1905.
Trimen, H., Handbook of the Flora of Ceylon. Part I—V. London 1893—1900.
Ursprung, Alfred, Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten. Dissertation. Basel 1900.
Vincent, F. D'A., Report on the forest administration of Ceylon. 1882. Colombo.
de Vries, H., Über den Einfluß des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. Flora 1872.
— Über den Einfluß des Rindendruckes auf den anat. Bau des Holzes. Flora 1875.
— Over den invloed der omgeving op het uiterlijk der Planten. Album der Natuur. 1903.
Warming, E., Rhizophora Mangle. Englers Jahrb. Bd. IV. 1883.
— Lagoa Santa. Kjöbenhavn 1892.
Wettstein, Richard von, Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Jena 1903.
Wieler, Beiträge zur Kenntnis der Jahrringbildung und des Dickenwachstums. Jahrb. für. wiss. Bot. Bd. 18 (1887).
Wiesner, Jul., Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. 2. Aufl. Leipzig 1900—1903.
— Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 64 (1871). p 461.
— Über den Hitzelaubfall. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 22 (1904). p. 501.
— Über den Treiblaubfall und über Ombrophilie immergrüner Holzgewächse. Ebenda p. 316.
— Über Laubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses (Sommerlaubfall). Ebenda S. 64.

Figurenerklärung.

Tafel I und II.

(Hauptsächlich junge Sprosse laubwerfender Bäume und Beispiele von „Knospenschutzmittel". Vergl. S. 182.)

Fig. 0. Melia duba, Querschnitt des Stammes ($^1/_4$).
Fig. 1. Ficus religiosa, soeben entfaltetes Blatt ($^2/_3$).
Fig. 2a. Doona cordifolia ($^1/_5$, siehe S. 228).
Fig. 2. Ficus infectoria, junger Sproß ($^3/_4$).
Fig. 3. Ficus infectoria, junger Sproß, 14 Tage später als der vorhergehende von demselben Baume gesammelt ($^3/_4$).
Fig. 4. Ficus Tsjakela, soeben entfaltetes Blatt.
Fig. 5. Sapium insigne, junger Sproß ($^3/_4$).
Fig. 6a. Schizolobium excelsum, junger Sproß ($^2/_3$).
Fig. 6b. Dipterocarpus hispidus, Knospe.
Fig. 7. Crataeva Roxburghii, junger Sproß.
Fig. 8a. Careya arborea, junger Sproß.
Fig. 8b. Plumeria acutifolia, junger Sproß ($^1/_2$).
Fig. 8c. Bombax malabaricum, Knospen.
Fig. 8d. Spondias mangifera, Knospen.
Fig. 9. Litsea longifolia.
Fig. 10. Alstonia scholaris ($^2/_3$).
Fig. 11. Tabernaemontana dichotoma ($^2/_3$).
Fig. 12. Bassia longifolia, junger Sproß.
Fig. 13. Wormia Burbidgei ($^1/_2$).
Fig. 14. Shorea stipularis ($^2/_3$).
Fig. 15—16. Artocarpus integrifolia ($^2/_3$).
Fig. 17. Wormia triquetra.
Fig. 18. Canna indica ($^1/_2$). Tütchenblätter.

Tafel III.

(Figuren 21—23c Typen aus der Strandflora.)

Fig. 19. Vanilla planifolia ($^3/_4$). Tütchenblatt.
Fig. 20. Cyperus bulbosus.
Fig. 21. Remirea maritima mit Querschnitt des Blattes ($^{225}/_1$).
Fig. 22. Portulaca Wightiana ($^2/_3$).
Fig. 23a. Pommereulla Cornucopiae ($^2/_3$) mit Querschnitt des Blattes ($^{250}/_1$).

Fig. 23b. Panicum repens (2/3). Rhizom.
Fig. 23c. Aeluropus villosus. (Vergl. Fig. 69 und 72.)

Tafel IV.

(Hauptsächlich Typen der Strandflora.)

Fig. 24a. Portulaca tuberosa.
Fig. 24b. Eragrostis mucronata.
Fig. 25. Tribulus terrestris (1/2). (Auf Seite 83 als Fig. 24 bezeichnet.)
Fig. 26a. Artrocnemum indicum (2/3) mit Querschnitt des Stammes (60/1).
Fig. 26b. Caralluma fimbriata (1/2). Eine sukkulente Asclepiadee, die auf den trockensten Standorten im Norden Ceylons vorkommt; wegen des reichen Schleiminhalts kann die Pflanze monatelang regenlose Perioden überstehen.
Fig. 26c. Vitis quadrangularis (2/3), mit Querschnitt des Stammes (125/1).
Fig. 26d. Suriana maritima (1/2).

Tafel V.

(Hauptsächlich Typen der Strandflora.)

Fig. 27. Sansevieria zeylanica (1/2), mit Spaltöffnung (125/1).
Fig. 28. Evolvolus alsinoides (2/3). (Die anatomische Figur müßte ausfallen.)
Fig. 29. Indigofera aspalathoides (1/4).
Fig. 30. Spermacose hispida (3/4).
Fig. 31. Balsamodendrum Berryi (2/3).

Tafel VI.

(Haupttypen der wüstenartigen Gegenden.)

Fig. 32a. Acacia tomentosa (2/3).
Fig. 32b. Acacia planifrons.
Fig. 33. Dicrostachys cinerea (1/2).
Fig. 34. Salvadora persica (3/4).
Fig. 35. Cadaba indica (1/2).
Fig. 36. Azima tetracantha (1/2), mit Querschnitt des Blattes (120/1) und Spaltöffnung (200/1).

Tafel VII.

Fig. 37. Capparis pedunculosa (1/3).
Fig. 38. Grewia populifolia (1/2), eine Haupttype der trockensten Gegend.
Fig. 39. Merua arenaria (1/2), mit Querschnitt des Blattes (125/1).
Fig. 40. Gmelina asiatica (1/2).
Fig. 41. Cyanotis fasciculata. (Siehe Fig. 70—71.)

Tafel VIII.

(Epiphyten.)

Fig. 42a. Eria Thwaitesii, eine epiphytische Orchidee, die zwischen dem feuchten Moos auf den Baumstämmen wächst (2/3).
Fig. 42b. Ficus parasitica (junges Stadium), mit Querschnitten von einem älteren und einem jungen Blatt (200/1).
Fig. 42c. Pleopeltis quercifolia (kleines Exemplar, 1/2 verkl.), mit Blattquerschnitt (125/1).
Fig. 43. Cymbidium bicolor (2/9), mit Blattquerschnitt (250/1).

Tafel IX.

(Patanaspflanzen.)

Fig. 44. Hedyotis verticillata ($^2/_3$), mit Blattquerschnitt und Drüsen ($^{125}/_1$).
Fig. 45. Wahlenbergia gracilis ($^1/_2$), mit zwei Zellreihen der Blattoberseite.
Fig. 46. Rhodomyrtus tomentosa ($^2/_3$), mit Blattquerschnitt ($^{125}/_1$).
Fig. 47. Tripogon zeylanicus ($^3/_4$).

Beispiel eines „Tunicagrases". Hierunter versteht Hackel solche Arten, deren unteren Teile von alten Blattscheiden umlagert sind. Da diese nur sehr langsam vergehen, so setzen sie sich aus den Überbleibseln mehrerer Jahrgänge zusammen. Alle jungen Teile werden also von einer Art Tunica umgeben und sind so gegen zu starke Verdunstung und andere schädliche Einwirkungen geschützt. Warming hat solche Pflanzen auch bei der Gramineen- und Cyperaceenvegetation der Campos beschrieben.

Tafel X.

Fig. 48. Anaphalis brevifolia ($^3/_4$).
Fig. 49. Osbeckia buxifolia ($^1/_9$).
Fig. 50a. Aneilema spiratum ($^3/_4$), mit Blattquerschnitt, vom feuchten Boden. (Besitzt 1—2 Reihen Wassergewebe.)
Fig. 50b. Aneilema spiratum ($^3/_4$), mit Blattquerschnitt, von sehr trockenem Boden. (Nur Epidermis mit Wassergewebe ist abgebildet.)
Fig. 51. Portulaca quadrifida. Die rechte Pflanze stand auf gutem, nassem Boden, die linke auf trockenem Standort.

Tafel XI.

(Zwergformen.)

Fig. 52. Paspalum longiflorum.
Fig. 53. Heylandia latebrosa.
Fig. 53a. In der Mitte befindet sich Blumea amplectens, links von der Hauptfigur Vicoa indica, rechts von der Hauptfigur Enicostema littorale.
Fig. 53b. Cyperus polystachyus.

Tafel XII.

Fig. 54. Trianthema crystallina. Links eine normale, rechts eine auf sehr trockener Stelle gewachsene Pflanze.
Fig. 55. Cyanotis zeylanica. Die untere, links abgebildete Pflanze wuchs auf einem sehr trockenen Standort; sie wurde in gute Erde eingetopft und nahm schon nach 7—8 Wochen das Aussehen der oberen rechten Figur an. Ein Zwischenstadium ist oben links abgebildet.
Fig. 56. Cyanotis zeylanica. Querschnitt eines Blattes von zwei Monaten hindurch eingetopften Exemplaren (vergl. Fig. 55) ($^{34}/_1$)
Fig. 57. Cyanotis zeylanica. Querschnitt eines Blattes der unteren links abgebildeten Pflanze (Fig. 55) ($^{34}/_1$).
Fig. 58. Caelachne perpusilla.
Fig. 59. Centotheca lappacea (siehe S. 231).

Tafel XIII.

Fig. 59a. Memexylon umbellatum, links ein ausgebuchtetes Blatt, rechts Verlauf der Hauptnerven des Blattes.
Fig. 59b. Memexylon umbellatum, links zugespitztes Blatt, rechts Verlauf der Hauptnerven des Blattes.

Fig. 60. Asplenium Nidus avis. Querschnitt der Blattoberseite (300/1).
Fig. 61. Alstonia scholaris. Querschnitt der Blattoberseite (300/1). (Siehe Fig. 10).
Fig. 62. Calophyllum Walkeri. Querschnitt der Blattoberseite (300/1).
Fig. 63. Loranthus capitellatus. Querschnitt der Blattoberseite (330/1).
Fig. 64. Andropogon Nardus. Querschnitt der Blattoberseite (250/1).
Fig. 65—68. Querschnitte von den Blättern einiger Solfatarenpflanzen.
Fig. 65. Agapethes vulgaris, Oberseite (300/1).
Fig. 66. Gaultheria leucotheca, Oberseite (330/1).
Fig. 67. Myrsine avenis, Unterseite (300/1).
Fig. 68. Elaeocarpus angustifolius, Unterseite (300/1).
Fig. 69. Aeluropus villosus. Querschnitt des Gefäßbündels eines Stolons (350/1).
Fig. 70—71. Cyanotis fasciculata. Gefäßbündel des Blattes (350/1) und Endodermis der Wurzel (350/1).
Fig. 72. Aeluropus villosus. Querschnitt eines Gefäßbündels des Blattes (350/1). Vergl. Fig. 69.

Tafel XIV.

Fig. 73. Loranthus ligulatus. Querschnitt der Blattoberseite (450/1).
Fig. 74. Loranthus subavenis. Querschnitt der Blattoberseite (450/1).
Fig. 75—79. Querschnitte durch die Blätter einiger Mangrovepflanzen.
Fig. 75. Salzausscheidende Drüse von Aegeciras majus (225/1).
Fig. 76. Salzausscheidende Drüse von Acanthus ilicifolius (225/1).
Fig. 77. Lagunc'ularia racemosa. Epithem des Blattes im Querschnitt (175/1).
Fig. 78. Lumnitzera racemosa. Epithem des Blattes im Querschnitt (100/1).
Fig. 79. Lumnitzera racemosa. Spaltöffnung (300/1).
Fig. 80. Ficus glomerata. Querschnitt eines Blattes aus trockenem Standort (300/1).
Fig. 81. Ficus glomerata. Querschnitt eines Blattes aus feuchtem Standort (300/1).
Fig. 82—84. Aloe vera. Blattquerschnitte aus drei verschiedenen Standorten (300/1). 82 aus einer Pflanze, die im heißesten, schattenlosen Wüstensande gedieh, 83 aus einem Exemplar, das auf feuchtem Standorte und im tiefen Schatten wuchs, 84 aus einem Individuum, das in bezug auf Standort eine mittlere Stellung einnahm.
Fig. 85. Pteris aquilina. Querschnitt eines Blattes aus dem Grunewald bei Berlin (225/1).
Fig. 86. Pteris aquilina. Querschnitt eines Blattes aus den Patanas (225/1).
Fig. 87. Ilex Walkerii. Blattquerschnitt ohne Wassergewebe (225/1).
Fig. 88. Ilex Walkerii. Blattquerschnitt mit Wassergewebe (225/1).
Die auf Seite 117 angegebene Nr. 89 müßte ausfallen.

Tafel XV.

Fig. 89. Rhizophora mucronata. Querschnitt eines Blattes aus den Mangroven (80/1).
Fig. 90. Rhizophora mucronata. Querschnitt eines Blattes aus Peradeniya, in der Sonne gewachsen (200/1).
Fig. 91. Rhizophora mucronata. Querschnitt eines Blattes aus Peradeniya, im Schatten gewachsen (150/1).
Fig. 92. Rhizophora mucronata. Spaltöffnung eines Blattes aus Peradeniya (500/1).
Fig. 93. Rhizophora mucronata. Spaltöffnung eines Blattes aus Peradeniya (300/1).
Fig. 94. Rhizophora mucronata. Spaltöffnung eines Blattes aus den Mangroven nach Schimper (800/1?).
Fig. 95. Rhizophora mucronata. Gefäßbündelenden eines Blattes aus den Mangroven (300/1).

Fig. 96. Rhizophora mucronata. Gefäßbündelenden eines Blattes aus Peradeniya ($^{300}/_{1}$).
Fig. 97. Nipa fruticans. Blattquerschnitt (Oberseite) aus den Mangroven ($^{300}/_{1}$)
Fig. 98. Nipa fruticans. Blattquerschnitt (Oberseite) aus Peradeniya ($^{300}/_{1}$).
Fig. 99. Nipa fruticans. Spaltöffnung aus dem Blatt eines Mangrovenbaumes ($^{300}/_{1}$).
Fig. 100. Nipa fruticans. Spaltöffnung eines Blattes aus Peradeniya ($^{306}/_{1}$).
Fig. 101. Avicennia officinalis. Querschnitt eines Blattes aus den Mangroven ($^{400}/_{1}$).
Fig. 102. Avicennia officinalis. Querschnitt eines Blattes aus Peradeniya ($^{450}/_{1}$)
Fig. 103. Avicennia tomentosa. Steinzellen in dem Gewebe eines Blattes aus Peradeniya ($^{450}/_{1}$). Diese und die vorhergehende Figur aus Pflanzen, die in Gartenerde wuchsen und mit $5^{1}/_{2}$ % Kochsalzlösung begossen wurden.
Fig. 104. Ficus Thwaitesi. Blattquerschnitt einer Pflanze mit aufgerichtetem Stamm ($^{300}/_{1}$).
Fig. 105. Ficus Thwaitesi. Dasselbe von einem der Erde angeschmiegten Stamm ($^{300}/_{1}$).

Tafel XVI.

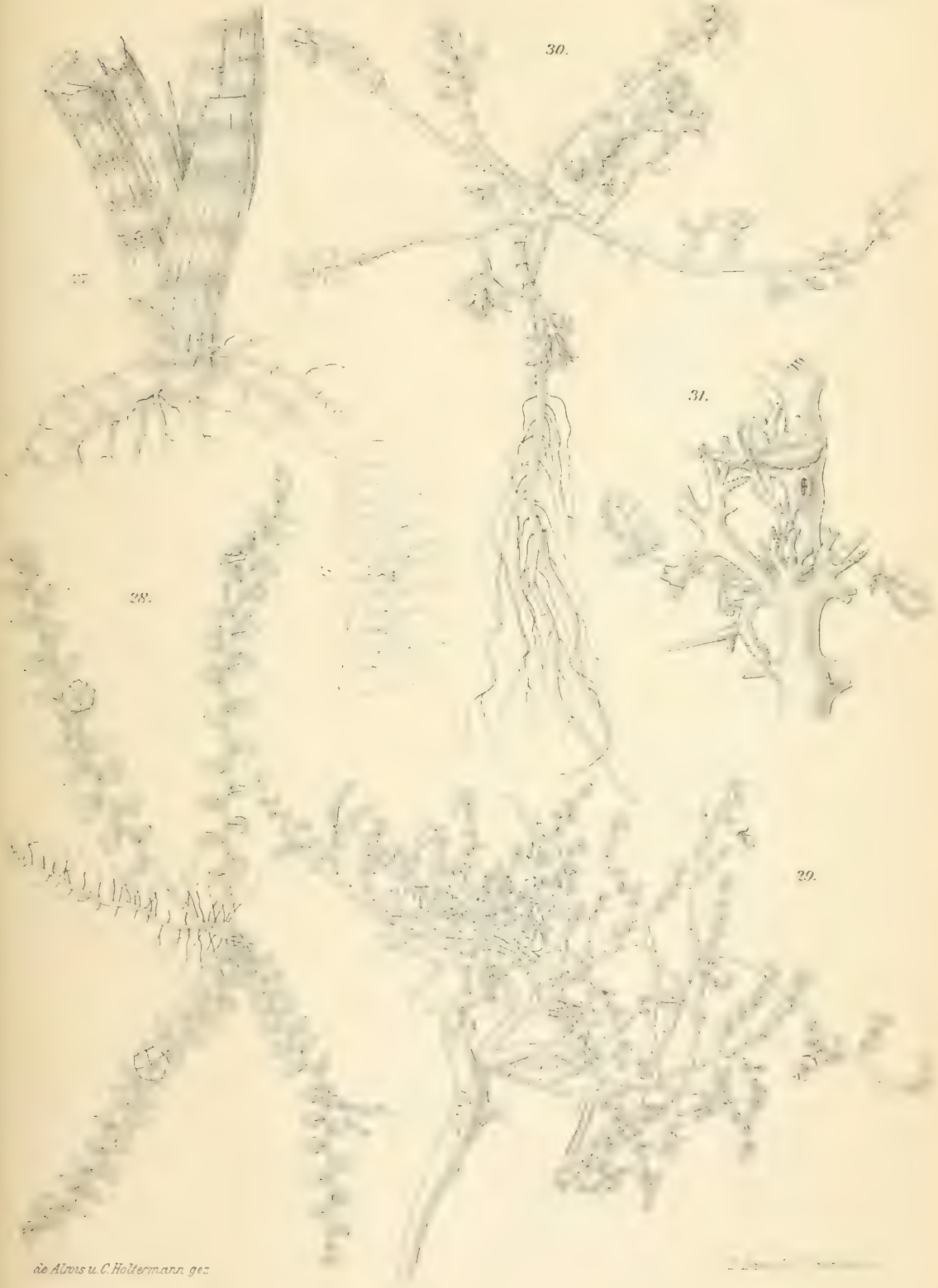
Fig. 106. Salvadora persica. Nervenenden mit Speichertracheiden in Wassergewebe eingelagert ($^{450}/_{1}$).
Fig. 107. Laguncularia racemosa. Dasselbe ($^{450}/_{1}$).
Fig. 108. Lumnitzera racemosa. Dasselbe ($^{450}/_{1}$).
Fig. 109—111, 114—116 stellen Teile von Querschnitten laubwerfender Bäume dar. Zum Vergleich dienen die Fig. 112, 113 und 117, die Blättern immergrüner Bäume entnommen sind. Von den vorhergehenden Figuren gehören u. a. 62 einem immergrünnen, 61 einem teilweise immergrünen und 80 einem laubwerfenden Baume an.
Fig. 109. Ficus infectoria. Blattquerschnitt ($^{300}/_{1}$).
Fig. 110. Ficus infectoria. Spaltöffnung ($^{300}/_{1}$).
Fig. 111. Urostigma (Ficus) glabellum aus Hongkong. Blattquerschnitt ($^{300}/_{1}$). Siehe Seite 161 und 169.
Fig. 112. Ficus benghalensis. Blattquerschnitt ($^{300}/_{1}$).
Fig. 113. Ficus benghalensis. Spaltöffnung ($^{300}/_{1}$).
Fig. 114. Lagerstroemia flos Reginae. Blattquerschnitt ($^{300}/_{1}$).
Fig. 115a. Gyrocarpus Jacquini. Blattquerschnitt ($^{300}/_{1}$).
Fig. 115b. Gyrocarpus Jacquini. Spaltöffnung ($^{300}/_{1}$).
Fig. 116. Melia dubia. Blattquerschnitt ($^{300}/_{1}$).
Fig. 117. Symplocos obtusa. Blattquerschnitt ($^{300}/_{1}$).
Fig 118. Theobroma Cacao. Zuwachszonen ($^{125}/_{1}$).
Fig. 119. Sterculia arabica (?) aus Aden. Zuwachszonen ($^{125}/_{1}$).

Die Vegetationsbilder sind nach Photographien hergestellt, die von den Herren Direktor Dr. Willis (Nr. 1, 2, 5 u. 6) und Photograph Lork, Jaffna (Nr. 3 u. 4), aufgenommen sind.

2a
6 b
4.
1.
6a
3.
7.
5.

8a.
8c.
8d.
10.
9.
12.
8b.
14.
13.
11.
17.
18.
16.
15.

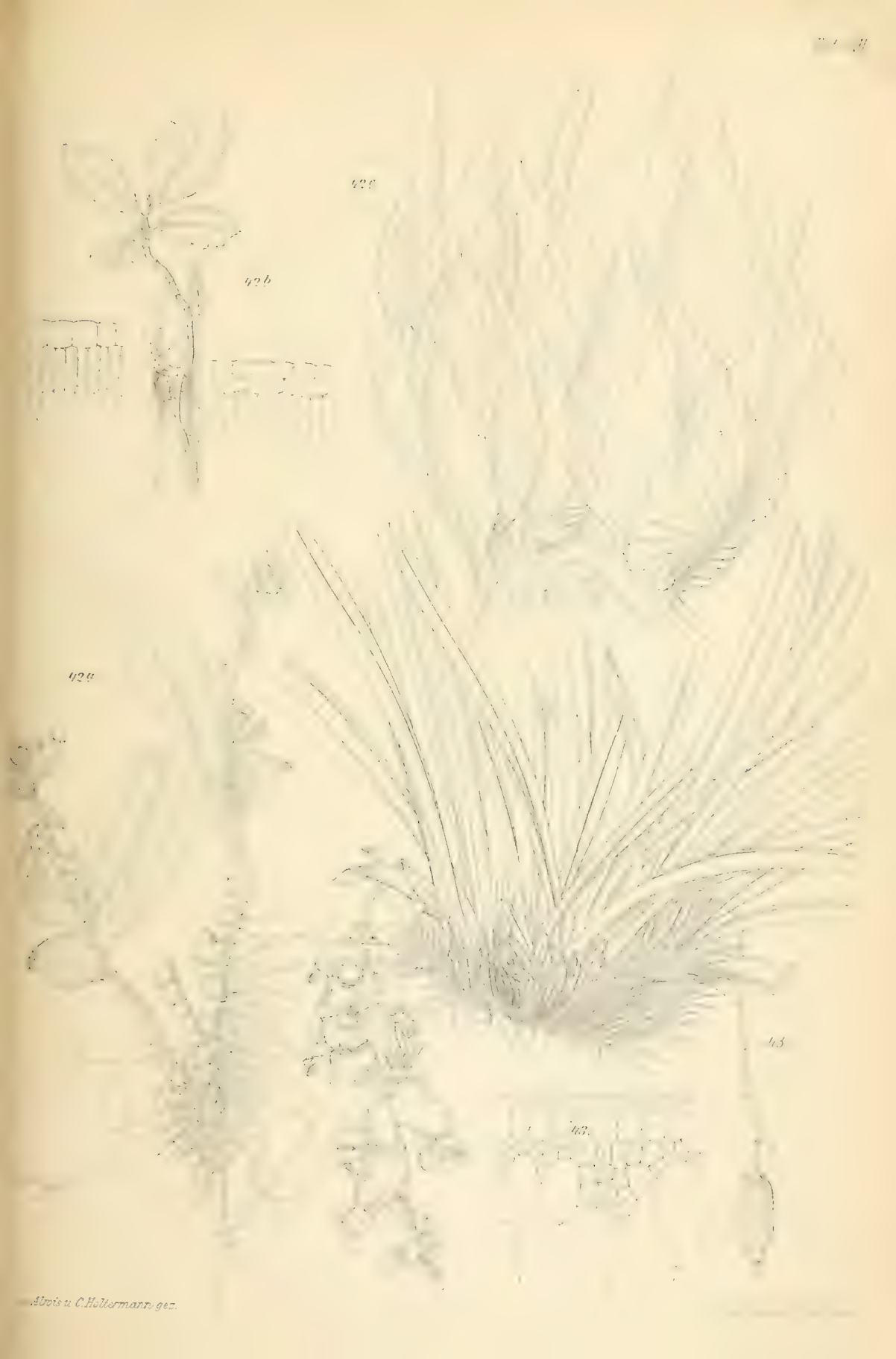
E. Lau Lith. Inst. Erlbr.



de Alwis u. C. Holtermann gez

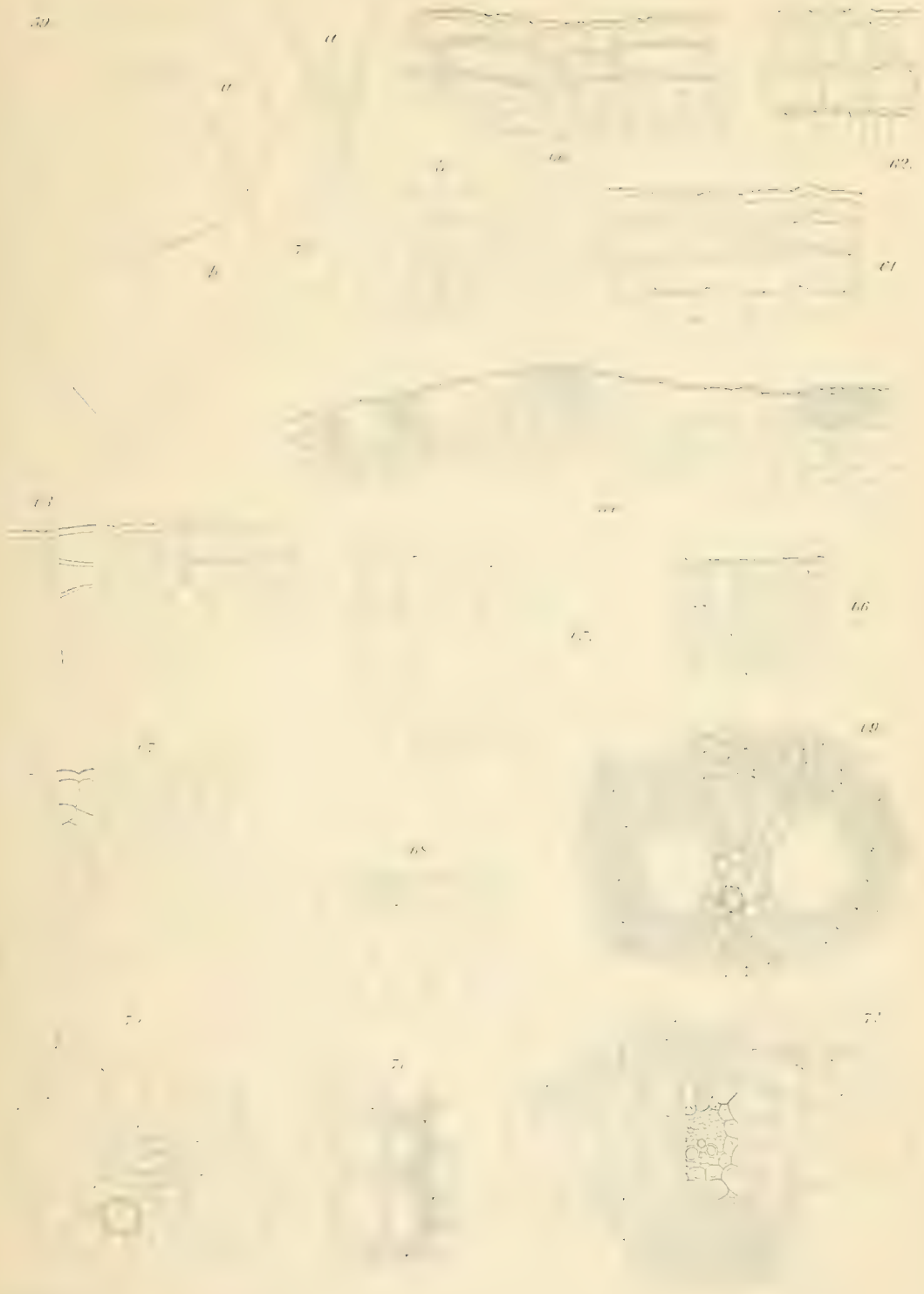
32 a
34.
33
36
36.
32 b.

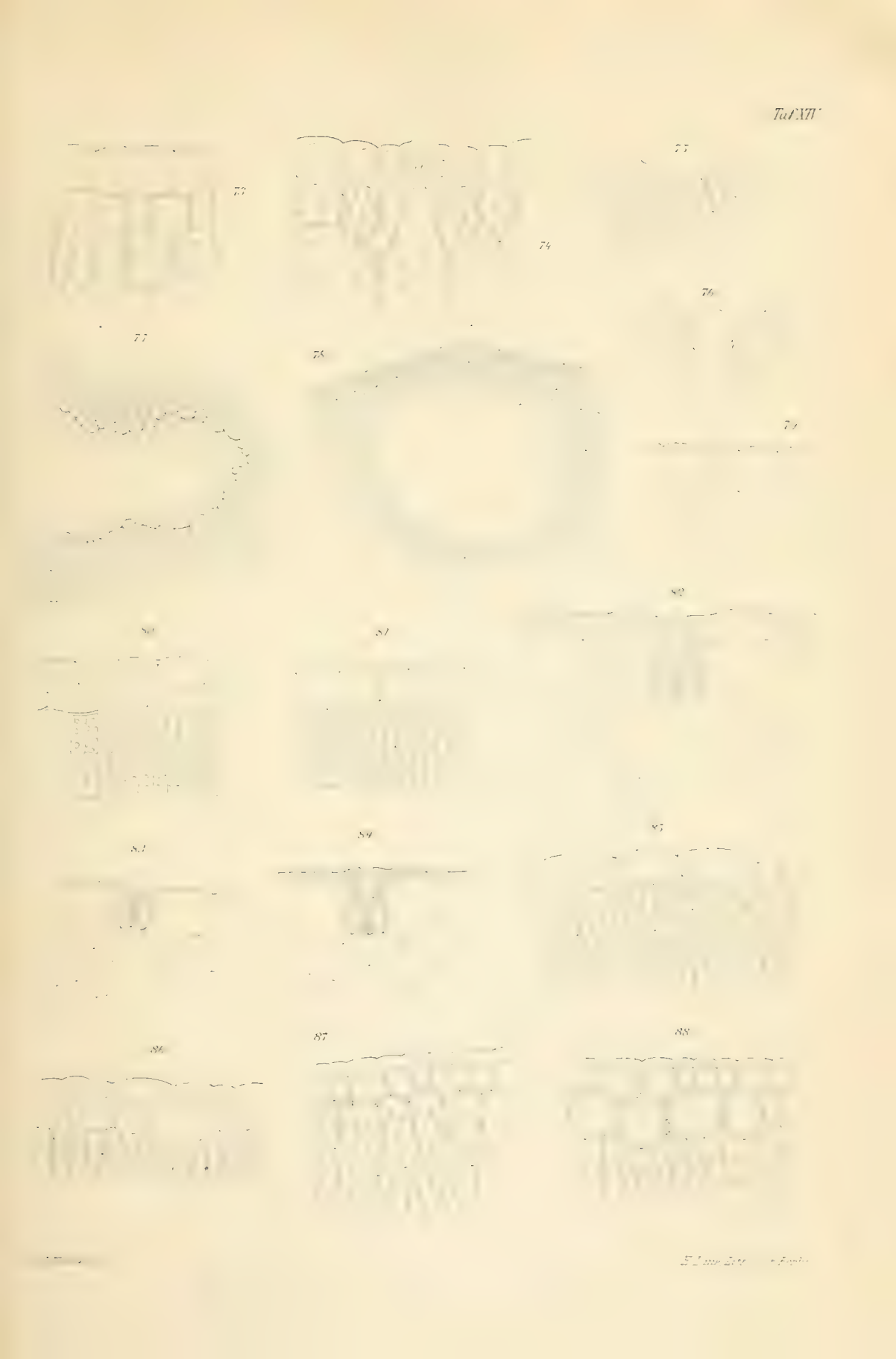
37.
38.
40.
39.
41.

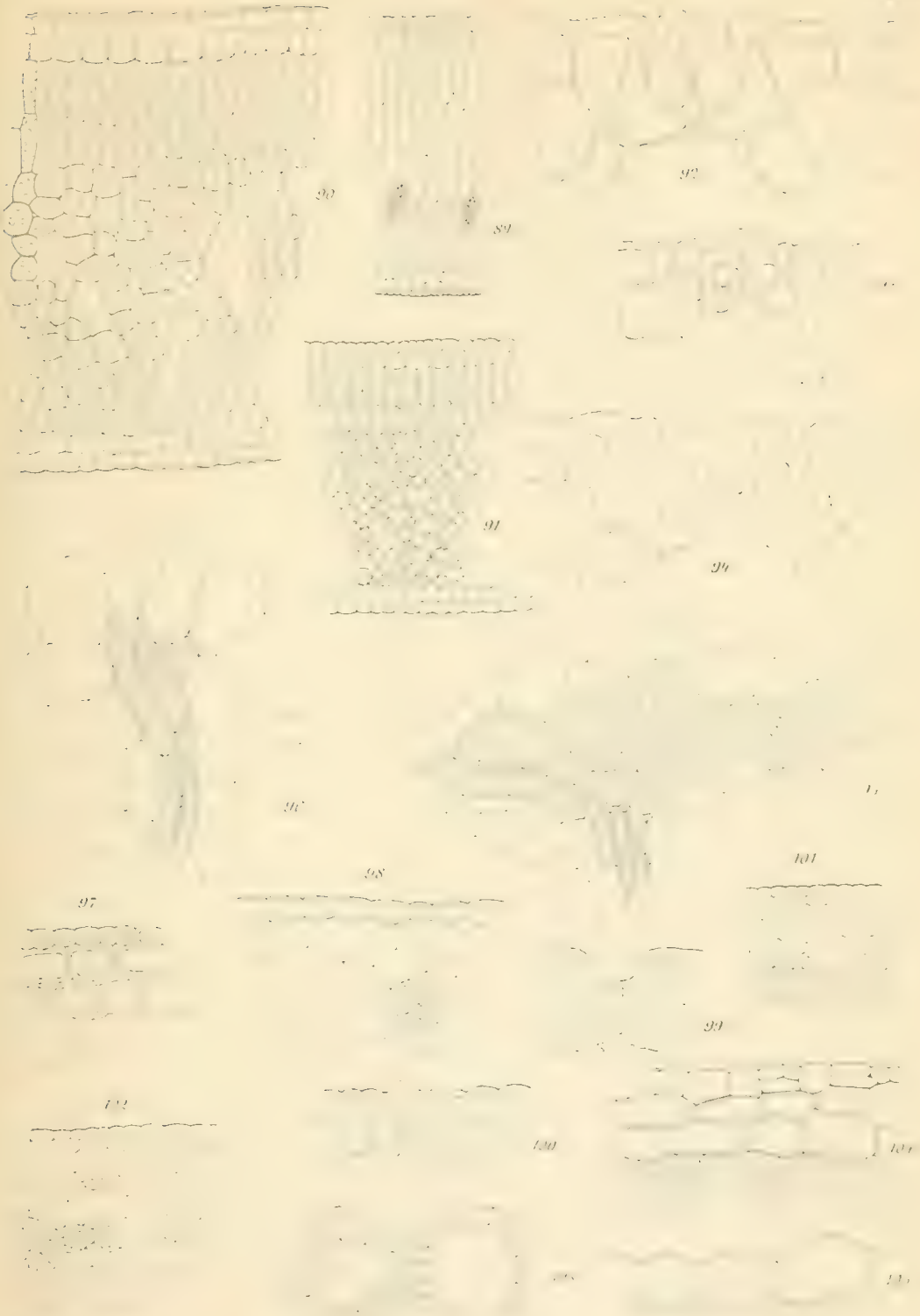


Alois u. C. Hollermann gez.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin




73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88


90
89
92
91
94
96
98
101
97
99
100

QH
544
H6

Holtermann, Carl
Der einfluss des klimas auf den bau der pflanzen-gewebe

Biological & Medical

PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY